Zur Frage der Steuerung des Paarungsverhaltens und der Eireifung bei der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* OCSK. unter besonderer Berücksichtigung der Rolle der Corpora allata.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Herbert P. Müller

aus Pullach im Isartal

München 1964

1965

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg

1. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. Max Renner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Hansjochem Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 24. 2. 1965

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Sonderdruck
aus Z. vergl. Physiologie, Bd. 50, Heft 5, S. 447—497 (1965)
Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 50, 447—497 (1965)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ZUR FRAGE DER STEUERUNG DES PAARUNGSVERHALTENS UND DER EIREIFUNG BEI DER FELDHEUSCHRECKE *EUTHYSTIRA BRACHYPTERA* OCSK. UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER ROLLE DER CORPORA ALLATA

Von

HERBERT PAUL MÜLLER

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. Januar 1965)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 447
1. Übersicht und Fragestellung 447
2. Das Versuchstier und sein normales Paarungsverhalten 449
3. Haltung und Versuchsanordnung 453
II. Anatomie und Histologie des inkretorischen Systems 453
1. Das retrocerebrale Drüsensystem 453
2. Das cerebrale neurosekretorische System 454
3. Die Veränderungen im histologischen Erscheinungsbild des neurosekretorischen Systems 458
4. Diskussion 465
III. Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen 466
1. Die Steuerung des Paarungsverhaltens 466
a) Die Bedeutung der Gonaden 466
b) Die Bedeutung der Corpora allata 467
c) Die Wirkung von Farnesol 474
d) Die Abwehr 476
2. Die Eireifung 479
a) Ausschaltungsversuche 479
b) Implantations- und Farnesol-Versuche 481
3. Die Frage der Rückwirkung der Gonaden auf die Corpora allata . . . 484
IV. Diskussion 485
1. Die Regelung des Verhaltens 486
2. Zur Auslösung des Abwehrverhaltens 488
3. Die Regelung der Eireifung 489
Zusammenfassung 491
Summary 493
Literatur 494

I. Einleitung

1. Übersicht und Fragestellung

Die Corpora allata (C. all.) der Insekten waren schon im vergangenen Jahrhundert von JOH. MÜLLER (1828) beschrieben worden, LEYDIG (1864) hatte ihren histologischen Aufbau untersucht und NABERT (1913)

sie als Drüsen innerer Sekretion erkannt, doch erst im Jahre 1936 erbrachte Wigglesworth den Nachweis, daß die C. all. bei adulten Insektenweibchen für die Eireifung von Bedeutung sind. Der Grundstein der Insektenendokrinologie war schon vierzehn Jahre zuvor durch Kopec (1922) gelegt worden, der entdeckte, daß das Gehirn der Hexapoda bzw. ein von ihm abgeschiedener Stoff die Metamorphose auslöst. Wie wir heute wissen, geschieht dies auf indirektem Wege: Das vom Gehirn abgegebene prothorakotrope Hormon veranlaßt die Prothorakaldrüsen zur Schüttung des Hormons Ecdyson (Butenandt und Karlson 1954), das die Häutung herbeiführt. Als Gegenspieler dieses Häutungshormons sorgt bei Insektenlarven das Juvenilhormon der C. all. für die Erhaltung des Larvalzustandes. Die Wirkstoffe der C. all. besitzen also unterschiedliche Bedeutung, je nachdem, ob sie in larvalen oder imaginalen Insekten vorliegen. Es spricht vieles dafür, daß es sich zumindest bei dem metamorphosehemmenden „Status-quo"-Hormon der Larve und dem Eireifungshormon des adulten Insekts um ein und denselben Faktor handelt. Die chemische Natur der C. all.-Inkrete ist ebenso wie ihr Wirkungsmechanismus unklar, während man vergleichsweise viele biologische Wirkungen kennt: Hormone der C. all. nehmen Einfluß auf die Larvalentwicklung, die Imaginaldiapause, die Steuerung der Geschlechtsanhangsdrüsen bei beiden Geschlechtern und auf die Pheromonbildung (Sexuallockstoffe bei Schaben, Reifungspheromon der männlichen Wüstenheuschrecke). Des weiteren auf Stoffwechselvorgänge (z. B. Atmung, Kohlenhydrat- und Fettstoffwechsel) und — wie erwähnt — auf die Reifung von Eiern (Zusammenfassung s. Gersch 1964).

Seit der Entdeckung von Wigglesworth hat eine große Anzahl hormonphysiologischer Arbeiten die gonadotrope Wirkung der C. all. für verschiedene Insektengruppen bestätigt (Übersicht: van der Kloot 1962). Bei den bisher untersuchten Saltatoria (*Melanoplus*, Weed 1936; *Locusta*, P. Joly, 1958; *Gomphocerus*, Loher 1962; *Schistocerca*, Highnam et al. 1963) sind die Weibchen nach Allatektomie ausnahmslos nicht mehr in der Lage, Eier zu bilden. Bei Lepidopteren sind die C. all. ohne Bedeutung für die Eireifung. Außer den C. all. sind bei manchen Insekten, darunter auch bei *Schistocerca* und *Locusta*, zusätzlich die neurosekretorischen Zellen des Gehirns bzw. die von ihnen freigesetzten Stoffe für das Eiwachstum wichtig (E. Thomsen, 1952; Dupont-Raabe 1956; Gillet 1956; Nayar 1958; Highnam et al. 1963; Girardie 1964).

Hormone der C. all. beeinflussen auch das *Verhalten* von Insekten. So wird das Spinnverhalten von Schmetterlingsraupen durch ein Hormon der C. all. kontrolliert (Piepho et al. 1960), desgleichen die Phototaxis (Beetsma et al. 1962). Entfernung der C. all. bewirkt bei Kartoffelkäfern Diapause-Verhalten (de Wilde und de Boer 1961). Nach Engelmann (1960), Barth (1962) und Loher (1962) sind die C. all. auch an der Rege-

lung des Paarungsverhaltens beteiligt: Ihrer C. all. beraubte Weibchen paaren sich nicht mehr, die Implantation sekretorisch aktiver C. all. löst wieder Begattungsbereitschaft aus.

Diesen Ergebnissen stehen gegenteilige Befunde gegenüber, die einen Einfluß der C. all. auf das Paarungsverhalten negieren (Scharrer 1946; Loher 1959, 1960, 1964, zitiert nach Loher und Huber 1964; Engelmann 1960; Röller et al. 1963). Möglicherweise wird das Paarungsverhalten der Insekten unterschiedlich gesteuert.

Auch im Rahmen vorliegender Arbeit sollte dieser Problemkreis angegangen werden; insbesondere war zu überprüfen, ob beim Weibchen der Goldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Ocsk. die C. all. für das Sexualverhalten und für die Eireifung von Bedeutung sind. Außerdem interessierte, ob sich noch andere Korrelationen zwischen den physiologischen Vorgängen, die während eines Fortpflanzungszyklus im Zusammenhang mit Kopulation, Eireifung und Eiablage ablaufen, und dem gleichzeitig beobachtbaren Verhalten finden lassen.

Herrn Dr. M. Renner danke ich herzlich für die Stellung des Themas und für die Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

2. Das Versuchstier und sein normales Paarungsverhalten

Die Goldheuschrecke, *Euthystira brachyptera* Ocsk. (Acrididae) ist in der Umgebung Münchens auf den verschiedensten Biotopen anzutreffen. Das Vorkommen ist an die Anwesenheit von *Calamogrostis*-Gräsern gebunden. Die 18—24 mm großen *Euthystira*-Weibchen sind außer an ihrer smaragdgrünen, meist goldschimmernden Färbung besonders an den reduzierten, nur 3—4 mm langen, oft rosaroten Flügeldecken leicht zu erkennen. Die Männchen erreichen 13—15 mm Länge, ihre Elytren 6—7 mm. Sie singen nach Feldheuschreckenart, indem sie mit den Hinterschenkeln auf einer vorstehenden Ader der Flügeldecken geigen. Die Weibchen sind infolge der Flügelrudimentation nicht zur Lauterzeugung befähigt, können jedoch Stridulationsbewegungen machen. Von der Goldheuschrecke gibt es nur eine Generation im Jahr, die ab April und Mai aus den überwinternden Gelegen schlüpft[1]. Reife Weibchen legen in Abständen von 2—5 Tagen über ihr ganzes Leben, das einen Sommer währt, Eikokons zwischen Gras- oder Staudenblättern ab. Entsprechend der Zahl ihrer Ovariolen werden (nahezu immer) sechs Eier in ein schaumiges, bald zu holundermarkähnlicher Konsistenz erhärtendes Sekret der Geschlechtsanhangsdrüsen abgegeben. Daß bei *Euthystira* Abweichungen von der normalen Eizahl/Gelege im Gegensatz zu *Gomphocerus* (Loher und Huber 1964) äußerst selten sind, sei hier im Hinblick auf die späteren Versuche besonders vermerkt.

Aus mehreren Gründen erschien es lohnenswert, die Goldheuschrecke als Versuchstier zu verwenden: Das *Euthystira*-Weibchen besitzt gegenüber paarungslustigen Männchen einen besonders prägnanten Verhaltensformenzyklus. In diesem Zyklus kehren einzelne, sich sprunghaft ablösende, unverkennbare Verhaltensweisen regelmäßig wieder. Startpunkt des ersten Zyklus ist die Imaginalhäutung,

[1] Aus unbekannten Gründen gelang es mir im Gegensatz zu Wiesmayer (1953) nicht, die Diapause der Eier (durch Einbringen von überwinternden Gelegen in einen Thermostaten bei 26°) zu unterbrechen und Tiere aus den Kokons großzuziehen.

sein Abschluß die erste Eiablage der gereiften Imago. Anfang und Ende jedes weiteren Verhaltensformenwechsels bildet die Eiablage.

Der Ablauf dieser Verhaltensformen ist genau bekannt. RENNER (1952) hat sie klassifiziert, ihre Aufeinanderfolge bestimmt und gezeigt, daß verschiedene Faktoren das Paarungsverhalten beeinflussen, so z. B. die Eiwanderung im Tier, die Kopulation und der durch sie hervorgerufene Füllungszustand des Receptaculum seminis. Für den normalen Ablauf des Sexualverhaltens ist die Anwesenheit der Ovarien notwendig.

Da im folgenden immer wieder auf die einzelnen Verhaltensformen eingegangen werden muß, ist zunächst die Beschreibung des *normalen*

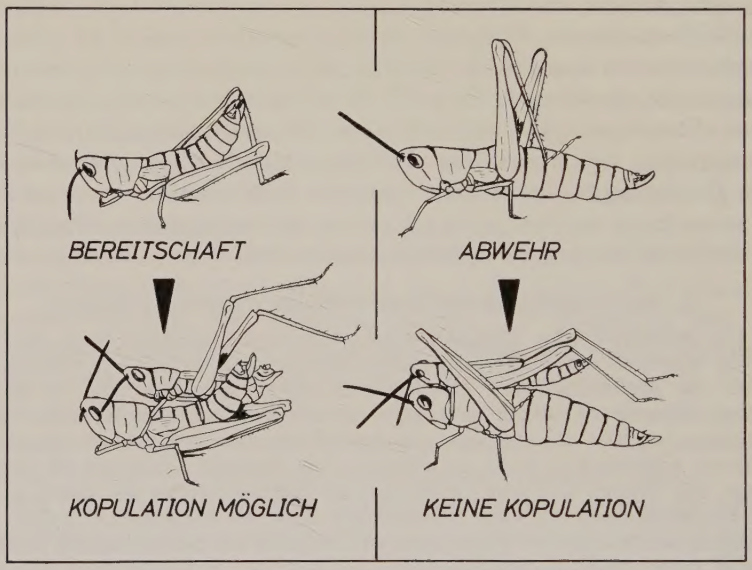


Abb. 1. Sexualverhaltensweisen des *Euthystira*-Weibchens

Paarungsverhaltens notwendig. Ich verwende dabei die von RENNER gebrauchte Terminologie: Frischgehäutete imaginale Weibchen lehnen 4—5 Tage lang die Begattungsversuche der Männchen energisch und konsequent ab. Dieser *primären Abwehr* folgt Paarungsbereitschaft, die sich im unmittelbaren Anschluß an die primäre Abwehr meist als *passive Kopulationsbereitschaft* äußert. Sie ist daran zu erkennen, daß das Weibchen zwar die Begattung duldet, sich jedoch dem werbenden Männchen gegenüber passiv verhält: Es sucht nicht von sich aus das Männchen auf und zeigt keine Stridulationsbewegungen. Häufig hebt es jedoch bereits bei Annäherung eines Männchens sein Abdomen etwas an, was dem aufspringenden Partner das Einführen des Begattungsorganes erleichtert (Abb. 1).

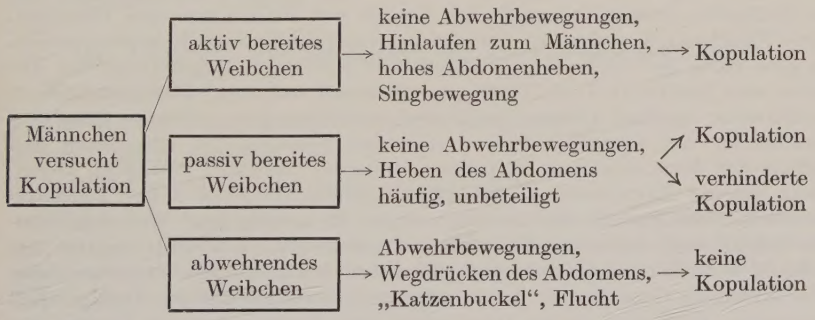
Nach der Begattung bleibt das Weibchen noch einige Tage lang passiv kopulationsbereit, wenn auch eine neuerliche Begattung durch die im Ductus receptaculi seminis steckende Spermatophore verhindert wird.

Diese Verhaltensform, die ein gänzlich unbeteiligt wirkendes Weibchen zeigt, das den Kopulationsversuchen der Männchen keinen Widerstand leistet, jedoch nicht mehr kopulieren kann, wurde von Renner als *verhinderte Kopulation* innerhalb der passiven Kopulationsbereitschaft bezeichnet.

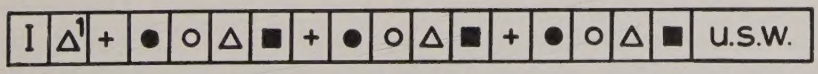
Zwei Tage bis wenige Stunden vor der Eiablage tritt erneut Abwehrverhalten auf; das Weibchen verhindert durch Ausschlagen mit den Hinterbeinen, durch Anpressen des Hinterleibs auf den Boden und notfalls durch Flucht die Kopulation (Abb. 1). Es hat sich die *sekundäre Abwehr* eingestellt, die jeder Eiablage vorausgeht.

Neben diesen Verhaltensformen gibt es noch eine weitere, unverwechselbare Verhaltensreaktion der Weibchen, nämlich die *aktive* Bereitschaft. Ihr Kennzeichen ist, daß die Tiere allein schon durch den Gesang der Männchen in große Erregung versetzt werden und sich ihnen laufend und springend nähern. Sie „antworten" dabei, der Kurzflügeligkeit wegen allerdings lautlos, mit Singbewegungen auf den Männchengesang. Diese Bewegung, die die Rolle der lauthaften Antwort übernommen hat, bewirkt ihrerseits eine Steigerung der Paarungsintensität der Männchen. Die aktive Bereitschaft, gekennzeichnet durch den Weibchengesang, ist als Ausdruck erhöhter Paarungslust auch von anderen Feldheuschrecken bekannt (Jacobs 1953).

Beim Zusammentreffen der Geschlechter von *Euthystira* zeigt das Weibchen — je nach dem zu diesem Zeitpunkt vorliegenden Verhaltensstadium — folgende Reaktionen (nach Renner):



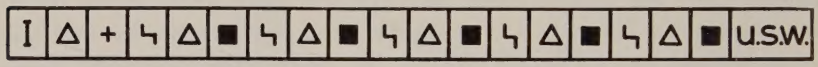
Die Wechselfolge von Bereitschaft und Abwehr bleibt über das ganze Leben des Weibchens erhalten. Schematisch, ohne Angabe der Dauer der einzelnen Verhaltensformen, sieht der Verhaltenszyklus folgendermaßen aus:



I Imaginalhäutung
+ passive Bereitschaft (Kopulation möglich)
Δ Abwehr (¹ primäre)
○ passive Bereitschaft (verhinderte Kopulation)
● Kopulation
■ Eiablage

Aus diesem Schema ist ersichtlich: Das *Euthystira*-Weibchen wird nach *jeder* Eiablage paarungsbereit. Bei regelmäßiger Begattung tritt keine aktive Kopulationsbereitschaft auf. Aktives, paarungssuchendes Verhalten ist nur nach längerer Karenz eines Weibchens zu beobachten. Neben der ausgeprägten Paarungslust der Männchen, die so groß ist, daß normalerweise die Weibchen begattet werden, bevor sich ihre Paarungswilligkeit zur aktiven Kopulationsbereitschaft steigert, ist das aktive Verhalten der Weibchen wahrscheinlich eine weitere Sicherung für rechtzeitige Begattung.

Werden Weibchen von der Imaginalhäutung an daran gehindert, sich zu paaren, so zeigen sie dauernd aktive Bereitschaft, die nur von der Abwehr vor den Eiablagen unterbrochen wird:



I Imaginalhäutung
△ Abwehr
+ passive Bereitschaft
■ Eiablage
ϟ aktive Bereitschaft

Das Fehlen der Begattung bewirkt also weder das Ausbleiben der sekundären Abwehr noch der Eiablage. Eine „Umstimmung" der Verhaltensform ist nie zu beobachten. Auch durch stundenlange Balz und andauernde Kopulationsversuche gelingt es den Männchen nicht, die Kopulation zu erzwingen, wenn sich ein Weibchen in der Abwehrphase befindet.

Wie bei anderen kurzflügeligen Feldheuschrecken (WEIDNER 1955) treten auch bei *Euthystira* vereinzelt langflügelige Formen auf. Drei macroptere Weibchen, deren Flügel 14 mm maßen, konnte ich fangen und auf ihr Sexualverhalten prüfen: Es glich völlig dem micropterer Weibchen. Sie besaßen [im Gegensatz zu den Angaben von RAMME (1951) für *Chortippus montanus*] voll ausgebildete Ovarien und produzierten normale Gelege. Goldheuschreckenmännchen erkennen diese, zumindest für uns wesentlich anders wirkenden Weibchen als Artgenossen und nähern sich ihnen eher noch temperamentvoller als „normal" geflügelten Tieren. Trotz längerer Karenzhaltung, die bei micropteren Weibchen aktive Paarungsbereitschaft und Stridulieren hervorruft, sangen die langflügeligen Weibchen nicht. Der Schluß, daß macroptere Weibchen nicht singen, soll aus diesen negativ verlaufenen Versuchen jedoch nicht gezogen werden. Zwei macroptere Männchen ließen alle bekannten Gesangsarten hören, wenn auch in etwas tieferer Tonlage. Daß macroptere Exemplare beider Geschlechter ihre Flügel nicht zum Fliegen verwenden, kann in Übereinstimmung mit ATZINGER (1952) und RENNER (1952) bestätigt werden.

Das Goldheuschreckenweibchen besitzt also ein kompliziertes Sexualverhalten. Was sind seine endogenen Ursachen? Welche humoralen oder (und) nervösen Faktoren führen z.B. nach der primären Abwehr die Begattungsbereitschaft des jungen Weibchens herbei? Was bedingt die Abwehr vor der Eiablage? Die Starrheit und Differenziertheit des Sexual- und Fortpflanzungsverhaltens von *Euthystira* läßt die Frage nach den

auslösenden Mechanismen sinnvoll und ihre Beantwortung aussichtsreich erscheinen.

Zum Verständnis der Versuche und zur Klärung der Probleme erwies es sich als notwendig, den Experimenten eine anatomisch-histologische Untersuchung voranzustellen.

3. Haltung und Versuchsanordnung

Die Versuchstiere wurden als letzte Larvenstadien im Freiland gefangen. Ihre Imaginalhäutung machten sie in Einzelhaltung durch. Der Zeitpunkt ihrer Häutung war durch halbstündige Kontrolle auf 30 min genau bekannt. Zum Aufenthalt für die Tiere dienten 10 cm lange und 3 cm weite zylindrische Glastuben, deren Öffnung ein Korkstopfen verschloß. Vergitterte Durchbohrungen des Korkens ermöglichten die notwendige Frischluftzufuhr. Bei täglicher Fütterung mit frischen Gräsern vertragen die Tiere diese Haltung über Monate.

Zum Verhaltensversuch wurde ein einzelnes Weibchen mit einem singfreudigen Männchen auf einer mit Gras bestreuten Unterlage zusammengebracht und das Verhalten des Weibchens gegenüber dem paarungslustigen Männchen geprüft. Eine 40-Watt-Birne (in einem 20 cm weiten Scheinwerfer, 30 cm über der Arena montiert) sorgte für die erforderliche Helligkeit und gleichmäßige Versuchstemperatur zwischen 32 und 34°C. Für die Bereitstellung der Männchen erwies es sich als günstig, sie in großer Zahl in Zuchtkästen mit nur wenigen oder ohne Weibchen zu halten. Im Versuch sind diese Männchen dann sehr aktiv.

Jedes Goldheuschreckenweibchen wurde täglich zweimal dem Verhaltenstest unterzogen, einmal am Vormittag (in der Zeit zwischen 9 und 11 Uhr), und einmal am Nachmittag (zwischen 15 und 17 Uhr). Der Verhaltensversuch dauerte so lange, bis das Tier auf eindeutige Art und Weise mit einer der beschriebenen Sexualverhaltensweisen auf das Werben und den Kopulationsversuch des Männchens reagierte. — Angaben über die Technik der vorgenommenen Eingriffe erfolgen in den entsprechenden Kapiteln.

II. Anatomie und Histologie des inkretorischen Systems

Der fragliche Komplex besteht:

1. Aus den im Gehirn gelegenen neurosekretorischen Zellen,
2. den Corpora cardiaca und
3. den Corpora allata und ihren Verbindungen.

Wegen ihrer Lage werden die Corpora cardiaca und Corpora allata meist als retrocerebrale Drüsen den cerebralen neurosekretorischen Zellen gegenübergestellt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit soll diese rein anatomische, jedoch nicht funktionelle Einteilung hier beibehalten werden.

1. Das retrocerebrale Drüsensystem

Das retrocerebrale Drüsensystem, neben den Prothorakaldrüsen der wichtigste Inkretspender der Insekten[1], besteht auch bei *Euthystira* aus zwei Paaren von Organen, den Corpora cardiaca und den Corpora allata.

[1] Erst in jüngster Zeit ist von Beck und Alexander (1964) eine neue Hormonquelle beschrieben worden: Epithelzellen des Hinterdarmes von *Ostrinia* und *Galleria* (Lepidoptera) sezernieren ein Hormon, Proctodon genannt, das die endokrinen Zentren im Gehirn aktiviert.

Die Corpora cardiaca liegen in der Längsachse des Tieres unmittelbar hinter dem Gehirn und über dem Darm. Sie ähneln im dorso-ventralen Querschnitt der Form eines Vogels, dessen Schwingen über seinem Rumpf zusammenschlagen (s. Abb. 5, S. 456). Die zwei Flügel bilden die Corpora cardiaca; sie sind ventral miteinander verwachsen. Die paarigen Anteile umgreifen das Rückengefäß und werden von zwei Nervenpaaren (Nervi corporis cardiaci I und II) versorgt, die an der Rückseite des Gehirns austreten. Ihr unpaarer medianer Teil liegt dem Hypocerebralganglion auf.

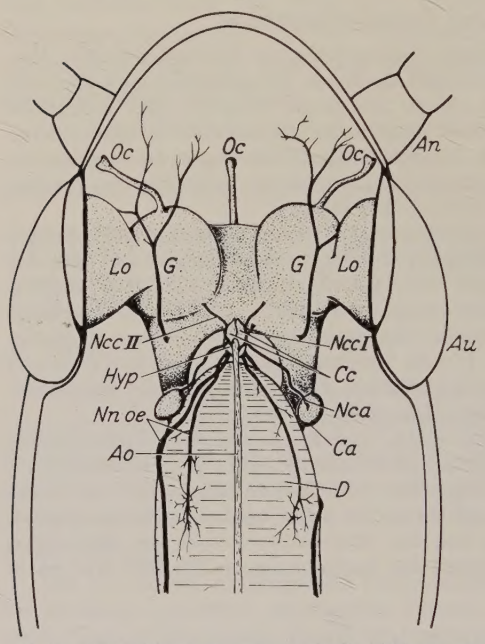


Abb. 2. Lagebeziehung des retrocerebralen Systems zum Gehirn. Ansicht von dorsal, Muskulatur und Tracheen abgetragen. *An* Antenne; *Ao* Aorta; *Au* Auge; *Ca* Corpus allatum; *Cc* Corpus cardiacum; *D* Darm; *G* Gehirn; *Hyp* Hypocerebralganglion; *Lo* Lobus opticus; *Nca* Nervus corporis allati; *Ncc I* und *II* Nervi corporis cardiaci; *Oc* Ocellus; *Nnoe* Oesophagealnerven

Die Corpora allata, kompakte, stark färbbare Körper von ellipsoider Gestalt, finden sich lateral von den Corpora cardiaca neben bis unter dem Darm. Sie werden durch den Nervus corporis allati über das Corpus cardiacum der zugehörigen Seite innerviert. Die Lagebezeichnung dieser Teile veranschaulicht Abbildung 2.

Das retrocerebrale System steht außer mit dem Gehirn mit dem stomatogastrischen Teil des Visceralnervensystems in nervöser Verbindung. Sie wird durch ein kurzes Nervenpaar zwischen dem unpaaren Teil der Corpora cardiaca und dem darunter gelegenen Ganglion hypocerebrale hergestellt. Das Hypocerebralganglion entsendet zur Stirnseite des Tieres den Nervus recurrens, der im Ganglion frontale endet. Die Frontalkonnektive ziehen nach oben und rückwärts zum Tritocerbrum. Zwei weitere Nervenpaare, die Oesophagealnerven ziehen vom Hypocerebralganglion zum Darm. Das äußere Paar endet in den Ventrikularganglien.

2. Das cerebrale neurosekretorische System

Neurosekretorische Zellen (Abb. 3) finden sich sowohl im Gehirn als auch im Bauchmark der Insekten (Übersicht bei VAN DER KLOOT 1960). Die chemische

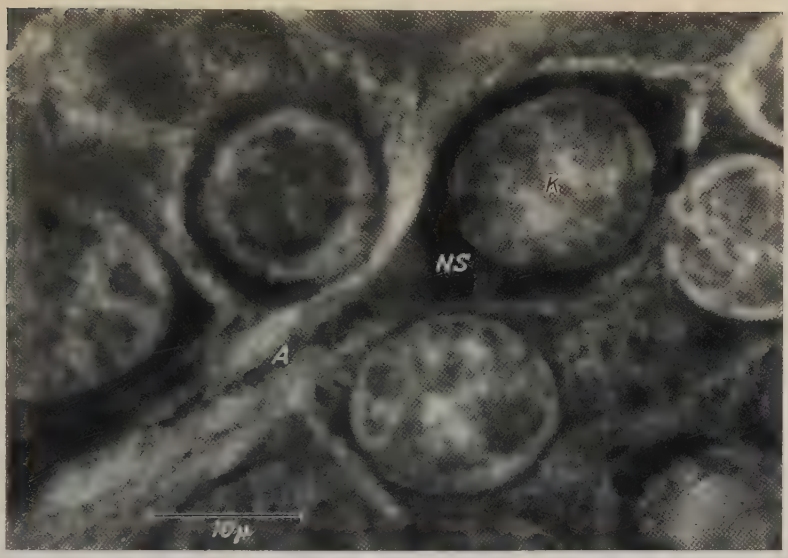


Abb. 3. Neurosekretorische Zelle aus der Pars intercerebralis eines *Euthystira*-Weibchens. Paraldehydfuchsin-Färbung (PAF), Schnittdicke 10 μ. Das Neurosekret erscheint schwarz. *A* Axon *K* Kern; *NS* Neurosekret

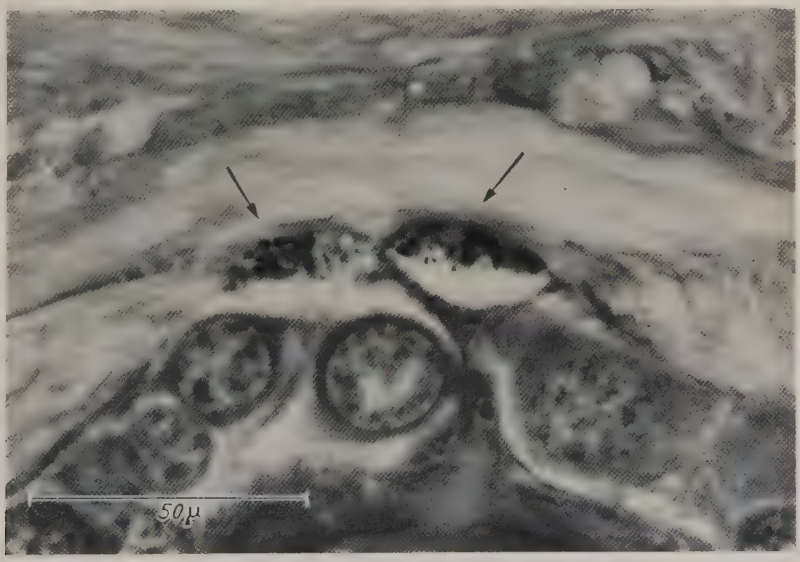


Abb. 4. Querschnitt durch die sekretführenden Nervi corporis cardiaci I im Gehirn (Pfeile). Neurosekret schwarz. PAF, 10 μ

Natur der spezifisch anfärbbaren Neurosekrete ist bis heute größtenteils unaufgeklärt. Kirimura et al. (1962) identifizierten das aus *Bombyx* in kristallisierter Form erhaltene Aktivationshormon (für die Prothoraxdrüsen) als Cholesterol.

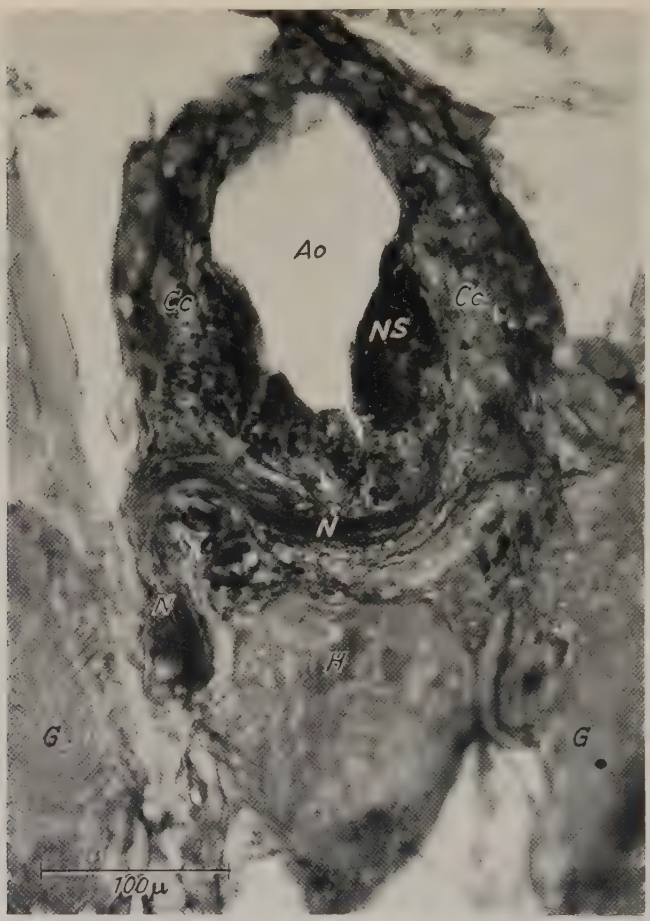


Abb. 5. Der Transport des Neurosekrets in die Corpora cardiaca. Querschnitt, senkrecht zur Längsachse des Tiers. Neurosekret schwarz. PAF, 10 μ. *Ao* Aorta; *Cc* Corpus cardiacum; *G* Gehirn; *H* Hypocerebralganglion; *N* Nervus corporis cardiaci I; *NS* Neurosekret

Dieser Befund ist jedoch nicht unwidersprochen geblieben. Inwieweit Neurosekrete als Hormone anzusprechen sind, ist umstritten.

Die cerebralen neurosekretorischen Zellen von *Euthystira* liegen in der als Pars intercerebralis bezeichneten Region des Gehirns beidseits der Mittellinie zwischen den protocerebralen Hemisphären im Verband normaler Ganglienzellen.

Die Axone der neurosekretorischen Zellen vereinigen sich zu den beiden Nervi corporis cardiaci I (Abb. 2 und 4), die das Gehirn verlassen und zu den Corpora cardiaca ziehen.

Diese beiden Nerven stellen die Sekretbahn dar, über die das Produkt der neurosekretorischen Zellen den Corpora cardiaca zugeleitet wird.

Dort ist es in Mengen nachweisbar, und zwar in Bündeln von Nervenfasern vor allem an der Innenseite der Corpora cardiaca (Abb. 5)[1]. Da Zellgrenzen in den Corpora cardiaca nur sehr schwer zu erkennen sind, kann ich nicht entscheiden, ob Neurosekret außer in den Nervenfasern auch in den Corpora cardiaca-Zellen und den Interzellularräumen vorhanden ist. Es muß außerdem offen bleiben, ob die Corpora cardiaca-

Abb. 6. Ventral im Protocerebrum eines Männchens gelegene PAF-positive Zellen (Pfeile). Dicke 10 μ. Querschnitt

Zellen selbst sekretorisch tätig sind. Äußerst wahrscheinlich ist es, daß Neurosekret über den Nervus corporis allati jederseits bis ins Corpus allatum vordringt.

Auf welche Art und Weise das in den Corpora cardiaca (zeitweise) gespeicherte Sekret abgegeben wird, ist noch unklar. Die der Aorta unmittelbar benachbarte Ablagerung der neurosekretorischen Substanzen legt die Vermutung nahe, daß sie unmittelbar ins Rückengefäß übertreten. Das Neurosekret erscheint an den Axonen der neurosekretorischen Zellen in Form von Tröpfchen oder Granula, die wie Perlen eines Rosenkranzes aufgereiht sind. Das Sekret wandert wahrscheinlich im Axon, lichtmikroskopisch ist diese Frage nicht zu entscheiden.

Außer in der Pars intercerebralis fand ich bei einigen reifen Goldheuschrecken (2 Weibchen, 2 Männchen) nahe der Ventralseite des Gehirns mehrere Zellen, die sich mit Paraldehydfuchsin anfärben (Abb. 6). Sie liegen in der Region des Gehirns, die auch die medialen Zellen der Pars intercerebralis enthält. Die Ventralzellen

[1] Schon bei der Präparation der Corpora cardiaca fällt auf, daß sie sich durch ein bläuliches, opalisierendes Leuchten vom übrigen Nervengewebe unterscheiden. Nach Thomsen und Thomsen (1954) wird dies durch Neurosekret hervorgerufen.

der Männchen haben einen Durchmesser von 20 μ, die der Weibchen einen von 25 μ. Sie ähneln in Form und Farbe (purpurn) den Medialzellen. Wohin die Axone dieser Zellen führen, war nicht festzustellen.

3. Die Veränderungen im histologischen Erscheinungsbild des neurosekretorischen Systems

Seit der ersten Beschreibung neurosekretorischer Zellen bei Insekten (WEYER 1935) hat eine große Zahl von Arbeiten über Phänomen und physiologische Bedeutung der Neurosekretion erwiesen, daß die vom Gehirn sezernierten Wirkstoffe an

Abb. 7a

Abb. 7a—c. Unterschiede der Neurosekretmenge in den Corpora cardiaca. Querschnitte, PAF, 10 μ. *Ao* Aorta; *Cc* Corpora cardiaca; *H* Hypocerebralganglion; *NS* Neurosekret
a Weibchen 105/9: 48 Std nach der Imaginalhäutung,

der Regelung verschiedener Vorgänge im Insektenkörper beteiligt sind (Zusammenfassung in „Comparative Biochemistry", Vol. VI, 1964, von FLORKIN und MASON). So steuern Neurohormone u.a. die Eireifung bei *Dipteren* und *Orthopteren*, nach neuerer Ansicht durch ein Eingreifen in den Proteinstoffwechsel (HIGHNAM et al. 1963).

Bei der Frage nach der Steuerung der Eireifung bei *Euthystira* schien es geraten, die neurosekretorischen Verhältnisse in die Betrachtung mit einzubeziehen. Es wurde deshalb untersucht, ob sich — vor allem bei frischgehäuteten Weibchen — Veränderungen im histologischen Bild des neurosekretorischen Systems oder der Corpora cardiaca in Abhängigkeit von der Zeit nach der Häutung finden lassen. Frischgehäutete Weibchen, die schon vor der Imaginalhäutung einige Wochen im Labor verbracht hatten, stellen ein einheitlicheres Material dar als ältere Tiere.

Abb. 7b. Weibchen 99/5: 72 Std nach der Imaginalhäutung

Zur Methodik. Es wurden 66 Tiere (63 Weibchen, 3 Männchen) histologisch untersucht. Die Fixierung der mit CO_2 in gewohnter Umgebung narkotisierten Tiere erfolgte nach Bouin. Die Vorderhälften der Tiere wurden in Methylmethacrylat (Rathmayer 1962) eingebettet und in einer Dicke von 10 μ serial geschnitten (Tetrander der Fa. Jung, C-Messer mit Sonderhärtung). Die Methacrylateinbettung wurde der üblichen Paraffinmethode vorgezogen, weil sie den schwer kontrollierbaren Streckvorgang der Schnitte über der Flamme vermeidet.

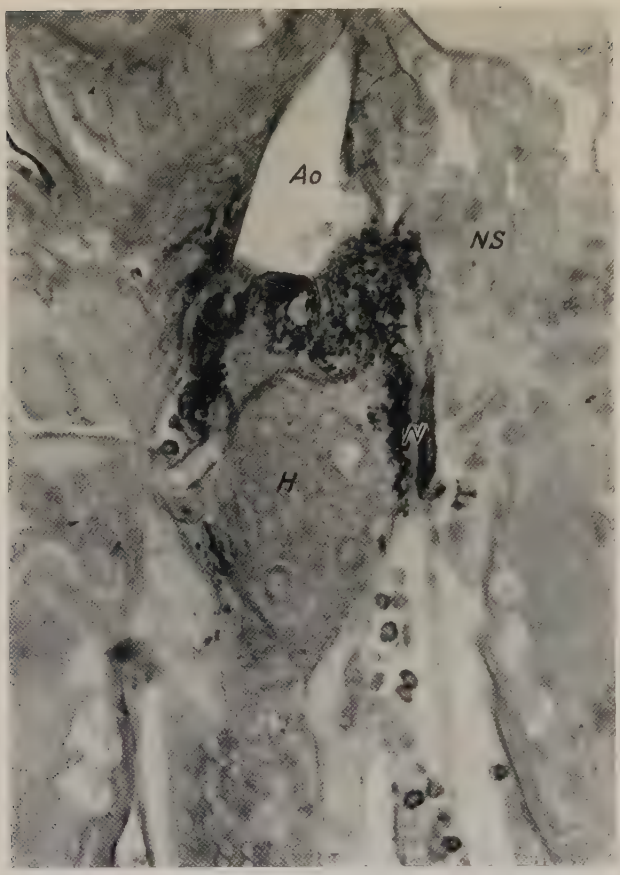


Abb. 7c. Weibchen 107/4: 114 Std nach der Imaginalhäutung

Zur Darstellung des Neurosekrets dienten 1. die Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung (GOMORI 1941), 2. die Alcian-Blau-Reaktion (nach PEARSE 1960) und 3. die Paraldehydfuchsin-Methode (PAF) nach GABE nach vorangegangener $KMnO_4$-Oxydation. Als am günstigsten erwies sich die PAF-Färbung. Eine Kern färbung wurde meist unterlassen, da ohne sie die Menge der reaktiven Substanz klarer auffällt.

Die beiden medialen Zellgruppen der Pars intercerebralis unreifer *Euthystira*-Weibchen ($n = 15$) enthalten zusammen 149 ± 8 Zellen, die den cytomorphologischen Kriterien für neurosekretorische Zellen genügen. Ihr Cytoplasma enthält einheitlich purpurfarbene Granula oder Tröpfchen verschiedener Größe. Die $20 \pm 2\,\mu$ großen Zellen besitzen chromatinreiche Kerne von $15\,\mu$ Durchmesser. Es ist nicht möglich, die neuroendokrinen Zellen nach Größe oder Farbe der Einschlüsse in verschiedene Zelltypen einzuteilen. Ihre Sekretionstätigkeit ist nicht syn-

chronisiert, zumindest nicht im untersuchten Zeitraum. Die Zahl der bei 15 Tieren innerhalb der ersten 5 Tage nach der Imaginalhäutung ausgezählten Sekretzellen schwankte zwischen 120 und 200. Eine Korrelation zum Imaginalalter ließ sich nicht feststellen.

Es erschien weiterhin wissenswert, ob die Corpora cardiaca wechselnde Mengen farbaktiver Substanz enthalten und ob durch sie die Abgabe des Neurosekrets reguliert wird. Auch hierzu wurden Weibchen am 1., 2., 3. (und so weiter) Lebenstag fixiert. Die bei 25 Tieren gewonnenen Ergebnisse erlauben folgende Aussage:

Vom ersten bis zum dritten Tag des Imaginallebens enthalten die Corpora cardiaca viel bis sehr viel färbbare Substanz (9 Tiere, Abb. 7a), am 4. jedoch, ist Sekret nur in kleinen Mengen anzutreffen (9 Tiere; Abb. 7b). Am 5. Tag (um den Zeitpunkt der erstmals beobachtbaren Begattungsbereitschaft) gleicht der Sekretgehalt der Corpora cardiaca wieder dem ursprünglichen, reich gefüllten Zustand (Abb. 7c). Offensichtlich hat am 4. Tag nach der Häutung eine Ausschüttung stattgefunden.

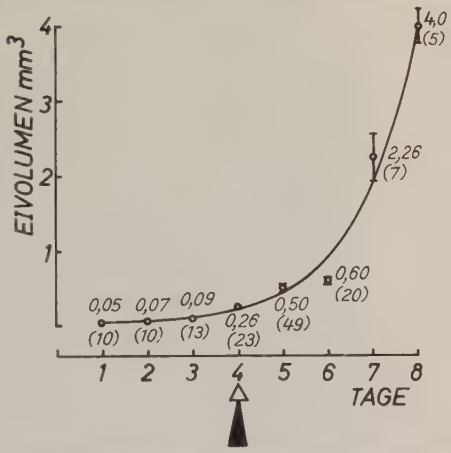


Abb. 8. Das Eiwachstum während der ersten 8 Tage nach der Imaginalhäutung. Eingetragen ist das Eivolumen ± einfacher mittlerer Fehler des Mittelwerts. Die Zahlen neben der Kurve geben die Eivolumina, die Zahlen in Klammern *n* an. Pfeil = Neurosekretausschüttung

Gerade zu diesem Zeitpunkt beginnt die makroskopisch und ohne Zuhilfenahme von Färbemitteln sichtbare Dottereinlagerung in die Eier, die als erste zur Ablage kommen. Das bisher glasklare terminale, d.h. den Eileitern nächstgelegene Oocytensextett nimmt durch die Einlagerung von Dotter vom 4. bis 8. Tag eine fortlaufend stärker werdende Gelbfärbung an.

Die Eier zeigen während der ersten acht Tage nach der Imaginalhäutung eine Volumenzunahme um das 80fache (Abb. 8). Ihre Größe nimmt dabei nicht um die Zeit des Neurosekretausstoßes (Pfeil in Abb. 8) am stärksten zu, sondern erst 2 Tage später. Ab dem 6. Tag tritt eine rapide Zunahme des Eiwachstums ein. Das sieht auf den ersten Blick so aus, als ob die Neurosekretabgabe mit dem Wachstum der Eier nichts zu tun habe. Doch ist eine Beschleunigung des Eiwachstums nicht unmittelbar nach der Hormonschüttung zu erwarten, wenn die Neurohormone das Eiwachstum tatsächlich über eine Stimulierung der

Abb. 9a

Abb. 9. Neurosekretmengen in den Corpora cardiaca reifer Weibchen. Querschnitte, PAF, 10 μ, Neurosekret schwarz

Abb. 9a. Weibchen 241/3: unmittelbar nach der Eiablage

Proteinsynthese (s. S. 458) beeinflussen. Unter diesem Gesichtspunkt ist eine Korrelation sehr wahrscheinlich.

Experimentell ist der Einfluß neurosekretorischer Substanzen auf die Eireifung schwer nachzuweisen. Die Durchtrennung des sekretführenden Nervus corporis cardiaci I gelang mir ebensowenig wie die operative Entfernung der Corpora cardiaca. Sie dürfte ohne gleichzeitige erhebliche Verletzung des Rückengefäßes und des Hypocerebralganglions nicht möglich sein. Zudem kann durch beide Eingriffe nicht ausgeschlossen werden, daß das Neurosekret nicht direkt vom Gehirn in die Hämolymphe gelangt. — Die Zerstörung der neurosekretorischen Zellen habe ich nicht versucht, da sie die Gefahr einer schwer kontrollierbaren Schädigung anderer cerebraler Gebiete in sich birgt. Über den Versuch, durch Implantation von Corpora cardiaca die oben formulierten Zweifel zu beseitigen, wird noch berichtet (S. 484).

Abb. 9 b. Weibchen 239/5: 48 Std nach der Eiablage

Reife Goldheuschreckenweibchen legen in Abständen von 2—5 Tagen je ein Eisextett ab. Diese Schwankung der Dauer zwischen zwei Eiablagen erschwert es, festzustellen, ob bei reifen Tieren zwischen zwei Eiablagen eine Neurosekretausschüttung aus den Corpora cardiaca erfolgt und ob eine Sekretion dem Einsetzen der Eireifung zugeordnet werden kann. Bei reifen Weibchen wurde deshalb das Problem, ob zwischen dem neurosekretorischen System und der Eireifung eine (reziproke ?) Beziehung besteht, auf andere Weise angegangen.

Es ist bekannt, daß die Gonaden mancher Insekten — auf bisher ungeklärte Weise — auf das neurosekretorische System zurückwirken (Highnam et al. 1963). Bei reifen *Euthystira*-Weibchen wurde deshalb untersucht, ob die Entfernung der Ovarien Veränderungen der Neurosekretmenge in den Corpora cardiaca bewirkt.

Abb. 9c. Weibchen 240/15: 48 Std nach Kastration

Hierzu wurden 3 Weibchen unmittelbar nach einer Eiablage kastriert und 48 Std später (etwa in der Mitte eines Zyklus) fixiert. 7 unbehandelte Weibchen dienten als Kontrollen.

Ergebnis. Die Sekretmenge in den Corpora cardiaca unbehandelter Weibchen ist zum Zeitpunkt der Eiablage und 48 Std danach etwa gleich groß (Abb. 9a und b). Wie bei unreifen Weibchen ist das Sekret vor allem an der Innenseite der Corpora cardiaca abgelagert. Bei kastrierten Tieren ist dagegen 48 Std nach der Eiablage bzw. dem Eingriff das färbbare Material dichter gepackt; es ist über die Fläche der Corpora cardiaca verteilt (Abb. 9c).

Bei reifen Weibchen, deren Corpora cardiaca immer bedeutend massiger sind als die unreifer Tiere (vgl. Abb. 7 und 9), finden sich in den Corpora cardiaca Zellen, um deren Kern sich wie bei den neurosekretorischen Zellen ein purpurfarbener, granulierter bis scholliger Sekretmantel legt. Ob es sich bei diesen Zellen

um drüsenartige Neurone oder um normale Drüsenzellen handelt, die sich mit den für Neurosekret spezifischen Färbemethoden darstellen lassen, vermag ich nicht zu entscheiden.

4. Diskussion

Das retrocerebrale Drüsensystem von *Euthystira* gleicht in seinem Aufbau weitgehend dem anderer orthopteroider Insekten, wie es z.B. von Pawlowa (1895), Hanström (1941), Albrecht (1953) und Willey (1961) beschrieben worden ist. Ein Nervus corporis cardiaci III, der von Pawlowa (1895), Pflugfelder (1937), Dupont-Raabe (1956) und Willey (1961) erwähnt wird, fehlt allerdings.

Im Gehirn finden sich neben den beschriebenen medialen keine lateralen Gruppen neurosekretorischer Zellen. Dementsprechend führen die Nervi corporis cardiaci II kein färbbares Sekret. Dieser Befund steht in Einklang mit Ergebnissen von Engelmann und Lüscher (1956, *Leucophaea*), Füller (1961, Blattiden und Culiciden) und Highnam (1961, *Schistocerca*). Wie bei anderen Insekten bilden die Nervi corporis cardiaci I eine Sekretbahn der neurogenen Substanzen zu den Corpora cardiaca. Die Corpora cardiaca speichern — zumindest zeitweise — Neurosekrete, bilden also mit den neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis einen neuroendokrinen Komplex.

Die Zahl der im Gehirn von *Euthystira* vorgefundenen PAF-positiven Zellen ist mit durchschnittlich 150 gering gegen die von Highnam (1961) für *Schistocerca* mit 2400 angegebene. Füller (1961) beschrieb bei *Blatta* und *Periplaneta* nur 80—100 sekretorisch tätige Neurone. Die Zahl der cerebralen neurosekretorischen Zellen liegt jedoch bei den Orthopteren offensichtlich allgemein höher als bei Dipteren und Lepidopteren.

Eine Klassifizierung der cerebralen neurosekretorischen Zellen nach Größe und Farbe der cytoplasmatischen Einschlüsse (Übersicht bei Highnam 1961) ist bei der Goldheuschrecke ebensowenig möglich wie bei *Iphita* (Nayar 1955) und *Blatta* und *Periplaneta* (Füller 1961).

Die Bildung der Sekrete in den drüsenartigen Neuronen ist nicht synchronisiert, es finden sich Zellen aller Füllungsgrade. Das deutet darauf hin, daß die Einzelzelle einen Sekretionszyklus durchläuft, wie er beispielsweise von Rehm (1951) eingehend beschrieben wurde.

Highnam (1961) fand bei unreifen *Schistocerca*-Weibchen in den Nervi corporis cardiaci I und den Corpora cardiaca weniger färbbare Substanz als bei reifen Weibchen. Bei *Euthystira* sind derartige Unterschiede, wenn überhaupt vorhanden, zu gering, als daß sie klar beurteilt werden könnten. Eine eindeutige Aussage wäre hier nur nach Anwendung photometrischer oder fluoreszenz-mikroskopischer Methoden möglich.

Da die Wichtigkeit neurosekretorischer Stoffe für die Eireifung bei anderen Insekten erwiesen ist (Thomsen, E., 1952; Highnam 1962; Hill 1963; Girardie 1964), liegt nahe, für die Goldheuschrecke gleiches anzunehmen.

Die am 4. Tag des Imaginallebens bei *Euthystira* festgestellte Neurosekretabgabe aus den Corpora cardiaca paßt gut in die Vorstellung einer solchen Korrelation, wenn man berücksichtigt, daß die Neurohormone die Eireifung nicht unmittelbar, sondern über den Eiweißstoffwechsel beeinflussen (HIGHNAM et al. 1963).

Bei reifen Weibchen enthalten die Corpora cardiaca zum Zeitpunkt der Eiablage und 48 Std später annähernd gleich viel färbbares Sekret. Bei *Schistocerca* (HIGHNAM 1962) wird dagegen die PAF-positive Substanz während der Eiablage rapid entlassen. Die Entfernung der Ovarien führt bei der Goldheuschrecke ebenso wie bei der Wüstenheuschrecke (HIGHNAM 1962) zu Anhäufung von Neurosekret in den Corpora cardiaca.

III. Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen

1. Die Steuerung des Paarungsverhaltens

a) Die Bedeutung der Gonaden

Wie auf Seite 450 beschrieben wurde, lehnen frischgehäutete Weibchen 4—5 Tage lang die Kopulationsversuche der Männchen ab. In dieser Zeit wachsen die

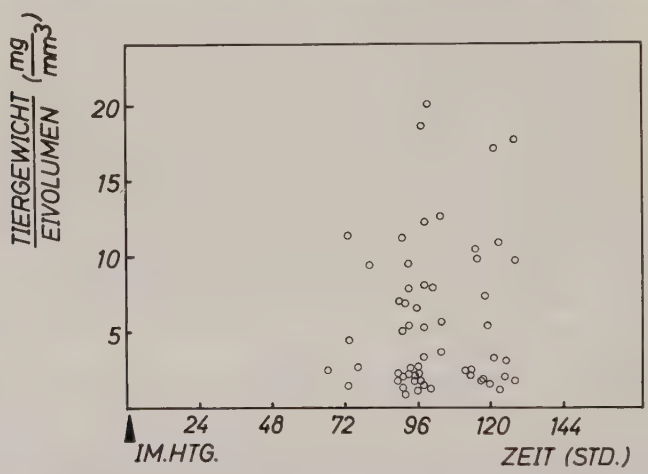


Abb. 10. Das Verhältnis von Tiergewicht (Tiergröße) zum Eivolumen zum Zeitpunkt der erstmals festgestellten primären Kopulationsbereitschaft. 58 Tiere, 1 Meßpunkt = 1 Tier

sechs Eier, die als erste abgelegt werden, von $1{,}00 \pm 0{,}03$ auf $2{,}22 \pm 0{,}1$ mm Länge (von $0{,}05 \pm 0{,}002$ auf $0{,}62 \pm 0{,}06$ mm³ Volumen) heran. Es liegt nahe, anzunehmen, daß durch den physiologischen Zustand der Ovarien oder der Eier die Begattungsbereitschaft ausgelöst wird. So wäre beispielsweise denkbar, daß die heranwachsenden Eier den Hinterleib dehnen, die durch Rezeption der Dehnung ausgelöste Erregung dem ZNS zufließt und auf diese Weise die Paarungswilligkeit des Tieres zustande kommt. Die Eigröße selbst kann schwerlich für das Eintreten der Bereitschaft von Bedeutung sein, denn sie schwankt zum Zeitpunkt der Bereitschaft zwischen 0,08 und 1,7 mm³ Volumen. Allerdings sind auch die Tiere unterschied-

lich groß. Sollte die Größe der Eier die Bereitschaft bedingen, so wäre demnach zu fordern, daß das Verhältnis Tier : Ei bei allen Weibchen zum Zeitpunkt der erstmalig beobachtbaren Paarungswilligkeit einen konstanten Wert zeigt. Um dies zu prüfen, wurden frischgehäuteten Weibchen ($n = 58$) sofort, nachdem im Verhaltensversuch primäre Bereitschaft erstmals festgestellt worden war, die sechs terminalen Oocyten herauspräpariert und Länge und Dicke der Eier mit einem Meßokular bestimmt. Die Volumenberechnung nach der Formel $r^2 \pi h$ läßt die Kuppelform der Ei-Enden unberücksichtigt; der Fehler kann vernachlässigt werden. Als Maß für die Tiergröße wurde das Gewicht der Tiere verwendet, die Messung ihrer Länge erwies sich als zu ungenau.

Ergebnis. Der Quotient aus Tier- und Eigröße hat zum Zeitpunkt der primären Begattungsbereitschaft sehr unterschiedliche Werte; es werden große Tiere mit kleinen Eiern und umgekehrt kleine Tiere mit großen Eiern paarungswillig (Abb. 10), d.h. die primäre Bereitschaft stellt sich unabhängig vom Größenverhältnis zwischen Tier und Ei ein.

Der Übergang von primärer Abwehr zu primärer Begattungsbereitschaft wird also sicher nicht durch den Eidruck im Abdomen herbeigeführt. Dieser Befund bestätigt ein Ergebnis von Renner (1952; Kastrationsversuche an unreifen *Euthystira*-Weibchen): „Der Verhaltensformenablauf während der Reifungsperiode wird nicht von den Gonaden beeinflußt. Die Steuerung erfolgt in diesem Falle offenbar von einer übergeordneten Stelle."

b) Die Bedeutung der Corpora allata

Wir wollen uns nun der Frage zuwenden, ob die C.all. bzw. ein von ihnen sezerniertes Inkret diese jähe Änderung des Verhaltens gegenüber dem Männchen bewirken. Die Bedeutung der C.all. zu untersuchen lag nahe, da bekannt war, daß ihre Hormone grundsätzlich Verhaltensweisen steuern können (s. Einleitung).

Die C.all. vieler Insekten machen im adulten Tier zyklische Größenveränderungen durch; ihre Größe wird allgemein als ein Maß ihrer jeweiligen sekretorischen Aktivität betrachtet. Bei *Euthystira* wurde deshalb zunächst untersucht, ob sich mit dem Fortpflanzungszyklus korrelierte Größenschwankungen der C.all. finden, die darauf hinweisen, daß sie oder ihre Hormone das Sexualverhalten regeln.

Die C.all. der Goldheuschrecke erreichen bis zu 300 μ Längsdurchmesser; sie sind scharf konturierte Gebilde. Ich habe deshalb auf das langwierige histologisch-mikroskopische Größenmeßverfahren verzichtet und nur die Längenausdehnung der frisch präparierten Drüsen mit Kreuztischmikroskop und Meßokular bestimmt. Eine Dickenmessung unterblieb, da die beiden Querdurchmesser verschieden groß sind. Die Präparation erfolgte in Ringerlösung (nach Belar 1929: NaCl 9, KCl 0,2, $CaCl_2$ 0,2, $NaHCO_3$ 0,2 g/Liter). Die Meßwerte der beiden C.all. eines Tieres wurden gemittelt.

Zunächst habe ich unreifen Weibchen ($n = 42$) die C.all. in 24-Std-Abständen zwischen Imaginalhäutung und primärer Bereitschaft entnommen und gemessen. Das Ergebnis zeigt die folgende Tabelle:

Tabelle 1. *Die Größe der C. all. im Zeitraum zwischen Imaginalhäutung und primärer Begattungsbereitschaft*

	Zeit nach Imaginalhäutung (Std)					(102) primäre Bereitschaft
	0	24	48	72	96	
Durchmesser der C. all. (μ)	249±8	225±4	234±7	228±8	240±8	231±9

Die Längendifferenzen sind statistisch nicht zu sichern. Für den (größten) Unterschied der bei 0 und 24 Std nach der Häutung gefundenen Werte ist allerdings $p = 0{,}014$.

Um zu erfahren, ob die C. all. *reifer* Weibchen Größenschwankungen unterliegen, wurde die Drüsengröße zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen zwei Eiablagen bestimmt, und zwar $^1/_2$, 1, 2, 4, 6, 24, 48 und 72 Std

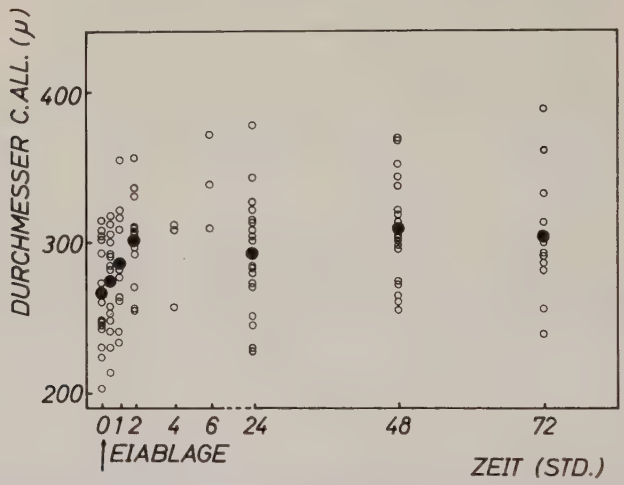


Abb. 11. Die Größe der Corpora allata zu verschiedenen Zeitpunkten nach der Eiablage. 121 Tiere. Ein Punkt stellt den Mittelwert der beiden Corpora allata eines Tieres dar. p-Werte: Zeitpunkt 0 (Eiablage) gegen 48 Std: p = 0,0012; Zeitpunkt $^1/_2$ Std gegen 48 Std: p = 0,0035; Zeitpunkt 2 Std gegen 48 Std: p = 0,011 (nicht gesichert)

nach einer Eiablage (121 Tiere). Hier ergab sich: Bei reifen Tieren sind die C. all. unmittelbar und auch noch 30 min nach der Eiablage — trotz erheblicher Streuung — statistisch sicherbar kleiner als 48 Std später (Abb. 11).

Sie haben um diesen Zeitpunkt überhaupt den kleinsten Wert während des Fortpflanzungszyklus (Dauer von Eiablage zu Eiablage). Dieses Ergebnis berechtigt anzunehmen, daß kurz vor, während oder kurz nach der Eiablage eine Hormonentleerung stattfindet.

Aus Untersuchungen von ENGELMANN (1957), SCHARRER und v. HARNACK (1958) u.a. ist bekannt, daß Größenschwankungen der C. all. aus Änderungen des

Kern-Plasma-Verhältnisses resultieren: Je größer (aktiver) die Drüse, desto kleiner ist die (zusätzlich variable) Kernzahl/mm² Drüsenfläche. Auf eine histologische Untersuchung wurde hier verzichtet, da sie sich auf Grund der eben angeführten Arbeiten erübrigt. Es liegt der Einwand nahe, die bei *Euthystira* gefundenen Längendifferenzen der C.all. seien eine Folge unterschiedlicher Tiergröße. Dies trifft jedoch nicht zu. Zum Zeitpunkt der Eiablage beträgt das Körpergewicht der Goldheuschrecke 218 ± 4 mg ($n = 20$), 48 Std später 265 ± 6 mg ($n = 20$). Es sieht

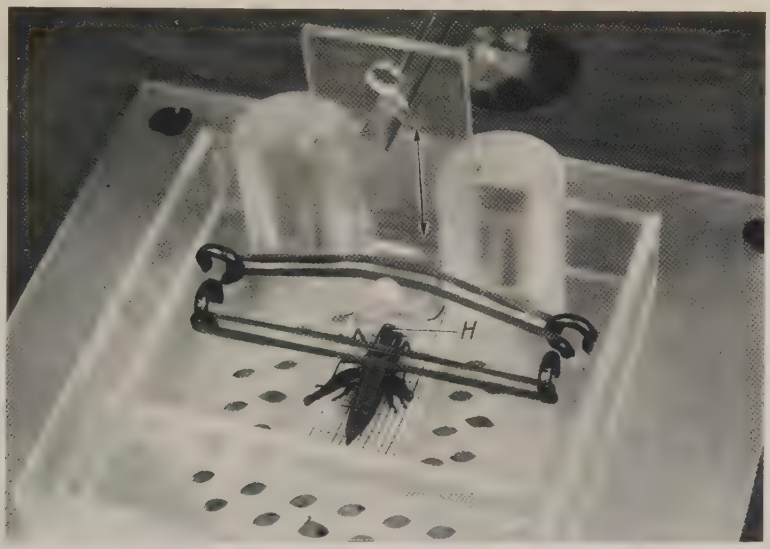


Abb. 12. Halterung der Heuschrecken zum Zwecke der Allatektomie. *H* Halshaut

also so aus, als seien unterschiedlich schwere (große) Tiere zur Bestimmung des Drüsenvolumens herangezogen worden. Die Gewichtsdifferenz der Tiere ist jedoch nur durch die Eireifung bedingt: Ohne die Ovarien einschließlich der Sekretdrüsen wiegen die Tiere 48 Std nach einer Eiablage 214 ± 6 mg ($n = 20$), sind also annähernd ebenso schwer wie Tiere um den Zeitpunkt der Eiablage, während sich die C.all. von 266 ± 9 auf 308 ± 7 μ vergrößern. Die Größendifferenz der C.all. ist also nicht durch unterschiedliches Tiergewicht bedingt; Tiergewicht und Größe der C.all. schwanken unabhängig voneinander[1]. Die vom Tiergewicht unabhängigen Größenunterschiede der C.all. sind als Ausdruck ihrer Drüsenfunktion zu verstehen. Nimmt man die Form der Drüsen vereinfachend als Kugel an, so bedeuten die gefundenen Werte Volumenschwankungen um den Faktor 1,6.

Es bieten sich zwei Wege an, experimentell die Bedeutung der C.all. für das Paarungsverhalten zu untersuchen, nämlich die Ausschaltung der Hormonquelle durch Exstirpation und die Erhöhung des C.all.-Hormonspiegels durch Einpflanzung zusätzlicher Drüsen. Eine Kombination beider Möglichkeiten stellt die Reimplantation von C.all. nach vorangegangener Allatektomie dar.

[1] Bei Goldheuschreckenmännchen ($n = 50$) folgt die C.all.-Größe dem Tiergewicht.

Die Allatektomie gelang in befriedigender Weise mit Hilfe einer Objekthalterung, die im wesentlichen dem von Strong (1963) entwickelten Apparat gleicht. In einem 6×6 cm großen Plexiglasbecken, dessen Wände 1 cm hoch sind, wird das zu operierende Tier mit Gummibändern festgelegt. Der Wannenboden ist stellenweise durchbohrt und läßt von unten über einen Büchnertrichter herangeführtes CO_2 eintreten. Ähnlich einer Guillotine ist ein Schieber in Führungsschienen in vertikaler Richtung beweglich; ein halbkreisförmiger Einschnitt an seinem unteren, zungenförmig ausgezogenen Ende umfaßt den Kopf und winkelt ihn aus der horizontalen Längsachse des Tieres so stark wie möglich nach unten ab (Abb. 12).

Dadurch wird die Halshaut freigelegt: Sie wird durch einen querliegenden Schnitt eröffnet, Teile des Tracheensystems werden zur Seite gelegt und mit Hilfe einer gebogenen Uhrmacherpinzette die C. all. nacheinander zwischen Darm und Muskulatur herausgeholt. Die Kopftracheenblase verbleibt in situ, was die Gefahr der Verletzung der Aorta ausschließt. — Als großer Vorteil muß es angesehen werden, daß jeglicher Zusatz von Ringerlösung unterblieb. — Die Operation dauerte zwischen 3 und 10 min. Die Wunde wurde mit Paraffin niedrigen Schmelzpunkts verschlossen. Die Tiere überlebten den Eingriff bis zu 38 Tagen.

Zunächst wurden 49 unreife Weibchen (25 am Tage der Häutung, 24 einen Tag später) allatektomiert. Bei 12 weiteren Tieren habe ich den Eingriff so weit durchgeführt, daß die C. all. sichtbar wurden; sie verblieben dann jedoch im Tier. Die Sterblichkeitsrate der Versuchstiere war hoch: Nur 36,5% überlebten den Zeitpunkt, an dem bei unbehandelten Tieren die erste Eiablage erfolgt (10 Tage nach der Häutung). Das Verhalten der überlebenden Weibchen erwies sich jedoch als so einheitlich, daß an der Gültigkeit der Ergebnisse kein Zweifel besteht.

Das Verhalten der blindoperierten Kontrolltiere glich völlig dem unbehandelter Weibchen, sie wurden nach rund 5 Tagen zum ersten Male paarungsbereit und legten nach durchschnittlich 10 Tagen ihr erstes Eisextett ab. Im Anschluß daran wiederholte sich die Wechselfolge Bereitschaft—Abwehr—Eiablage bis zum Tod der Tiere (Abb. 13). Da den Tieren die Kopulation verwehrt wurde, trat bei ihnen häufig — jedoch nicht immer — aktive Bereitschaft auf.

Auch die allatektomierten Weibchen wurden paarungsbereit. Die Paarungsbereitschaft trat bei ihnen allerdings gegenüber den Kontrollen durchschnittlich 3 Tage verspätet ein ($p = 0{,}007$). Sie blieb dann aber bis zum Tod der Tiere bestehen. Das war maximal 5 Wochen. Eine sekundäre Abwehrreaktion trat *nicht* auf (Tier 271/5 mit 263/11 in Abb. 13; die einzige Abwehr bei Tier 268/3 am 28. Tag kann wohl als abnorm gelten).

Der größte Teil der Versuchstiere wurde karent gehalten. 3 der virginellen, allatektomierten Weibchen zeigten insgesamt 9mal unzweideutig aktive Kopulationsbereitschaft: Sie näherten sich aufgeregt jedem Männchen und „sangen" mit kleinen Pausen bis zu 30 min lang. Die Zahl der beobachteten Fälle aktiver Bereitschaft lag jedoch mit 1,5% der Gesamtversuchszahl bedeutend niedriger als bei den Kontrollen (28,6%).

Am auffallendsten ist jedoch, daß allatektomierte junge Weibchen überhaupt keine Eier ablegen. Auch bei *Euthystira* ist also die Anwesenheit der C. all. unerläßlich für den normalen Ablauf der Eireifung.

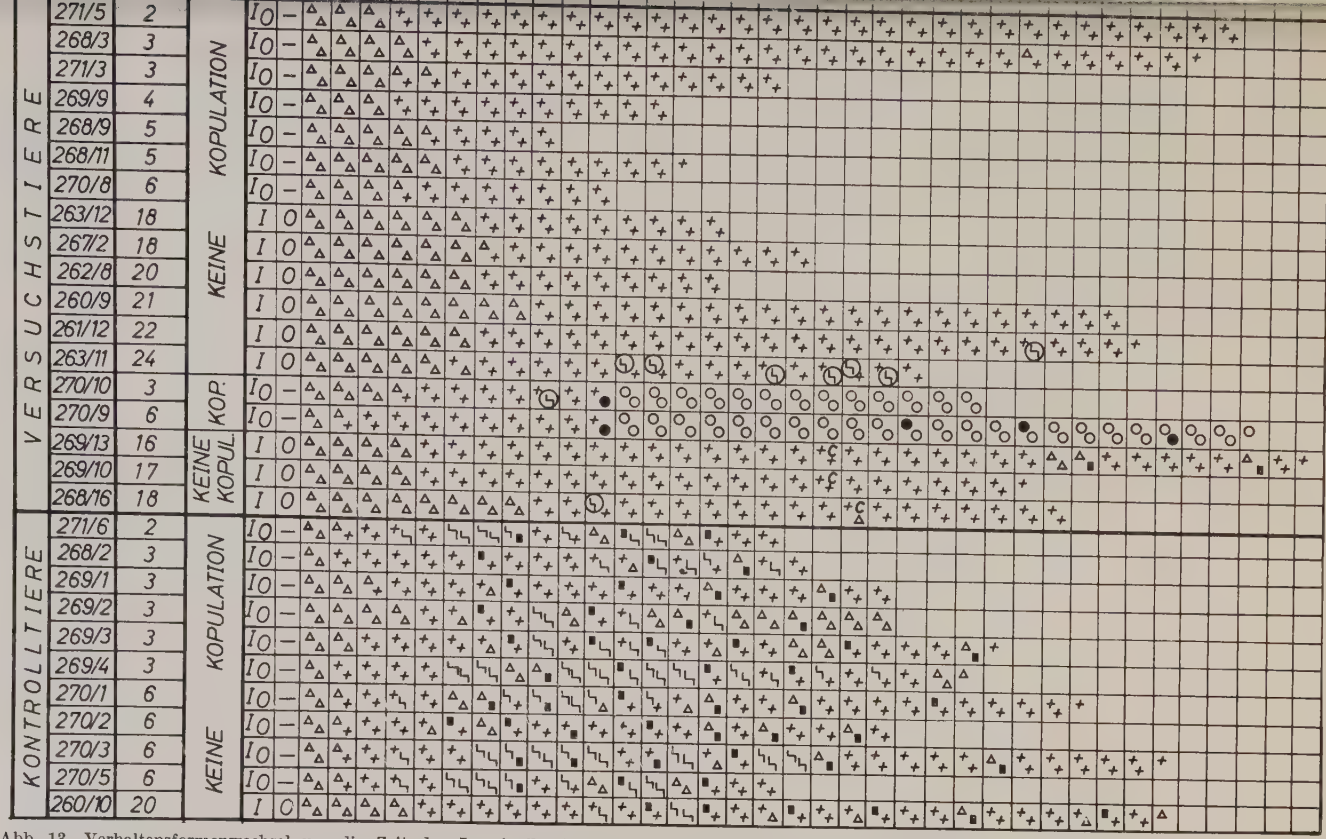


Abb. 13. Verhaltensformenwechsel um die Zeit der Imaginalhäutung allatektomierter bzw. blindoperierter *Euthystira*-Weibchen. Die Spalte „Oper." besagt, wieviele Stunden nach der Häutung operiert wurde. Die beiden Verhaltenssymbole/Tag stellen das Ergebnis des Vormittags- und des Nachmittagsversuches dar. Aus Gründen der Deutlichkeit wurde die aktive Bereitschaft allatektomierter Weibchen durch Umrandung besonders hervorgehoben. Die Abwehr vor der Eiablage kann fehlen, wenn während der meist kurzen Abwehrphase (30 min) gerade kein Versuch stattfand. Die Zeichen bedeuten: *I* Imaginalhäutung; *O* Operation; — kein Versuch; △ Abwehr; + passive Bereitschaft; ↯ aktive Bereitschaft; ● Kopulation; ○ verhinderte Kopulation (passive Bereitschaft, jedoch Begattung nicht möglich); *C* 4 Corpora allata implantiert; ■ Eiablage

Die Begattung hat, wie üblich, keinen Einfluß auf das Verhalten: Begattete, allatektomierte Weibchen bleiben paarungsbereit, wenn auch zeitweise die Spermatophore im Ductus receptaculi seminis eine neuerliche Kopulation verhindert (Tiere 270/10 und 270/9 in Abb. 13).

Drei kurz nach der Imaginalhäutung allatektomierten Weibchen wurden 3 Wochen später je 4 Drüsen reifer, paarungsbereiter Tiere in den Perivisceralsinus implantiert (Tiere 269/13, 269/10 und 268/16 in Abb. 13).

Eines dieser Weibchen zeigte 8 Tage nach der Implantation Abwehrverhalten und legte am folgenden Tag einen Kokon mit 4, 6 Tage später einen weiteren mit 2 Eiern ab. Die beiden anderen Tiere verendeten frühzeitig, die Präparation ergab, daß bei ihnen die Eireifung (noch ?) nicht eingesetzt hatte. Die Behauptung, daß die Reimplantation von C. all. bei allatektomierten Weibchen wieder die Eireifung anlaufen läßt und daß dann auch sekundäre Abwehr zu beobachten ist, stützt sich also nur auf die an einem Tier gewonnenen Ergebnisse. Da jedoch bei keinem anderen der 15 Versuchstiere (ohne Implantat) jemals Eier reiften, halte ich diesen einen Versuch für beweisend. Die naheliegende Vermutung, daß Teile der C. all. im Tier verblieben waren und im ursprünglichen oder regenerierten Zustand die Eireifung ermöglicht hatten, konnte durch sorgfältige Präparation des Tieres nach Versuchsende ausgeschlossen werden.

Die Exstirpation der C. all. 2—24 Std nach der Imaginalhäutung schließt nicht aus, daß entweder zwischen Häutung und Operation ein verhaltensbeeinflussender Wirkstoff von den C. all. abgegeben wurde oder daß er schon zum Zeitpunkt der Häutung im Tier vorlag. Um dies zu verhindern, müßten die C. all. schon während der Larvalzeit ausgeschaltet werden. Die Exstirpation der C. all. aus Larven des letzten Stadiums gelang gut ($n = 20$), die Tiere überlebten die Operation bis zu 12 Tagen. Die Imaginalhäutung verlief jedoch in *keinem* Falle normal: Bei allen Imagines waren die Hinterbeine verkrüppelt, bei keinem Tier war — vermutlich infolge der zur Allatektomie unvermeidbaren Verletzung der Halshaut — der Kopf mitgehäutet worden. Sein Integument blieb larval, wie die hellgrüne Färbung und die larvale Fühlerform zeigten. Die Tiere nahmen keine Nahrung zu sich und verendeten spätestens 2 Tage nach der Häutung.

Schließlich untersuchte ich, ob die Entfernung der C. all. das Verhalten *reifer* Weibchen verändert. Dazu wurden 30 Weibchen nach einer Eiablage die C. all. entnommen, 5 weitere blindoperiert.

Wieder glich das Verhalten der Kontrollen dem der unbehandelten Tiere (Abb. 14): Ihre Gelege enthielten ausnahmslos 6 Eier.

Auch bei allatektomierten Weibchen reiften Eier; sie produzierten noch bis zu 3 Gelegen, deren erstes meist noch 6, deren folgende jedoch meist weniger als 6 Eier bargen. Während bei den Kontrolltieren zwischen

2 Eiablagen die Begattungsbereitschaft maximal 4 Tage währte, war sie bei den Versuchstieren bis zu 16 Tagen nach der letzten Eiablage verlängert (Abb. 14). Vor den Eiablagen — und nur vor diesen — wehrten diese Tiere normal ab[1]. Trotz Karenzhaltung wurde keines aktiv paarungsbereit, im untersuchten Zeitraum allerdings auch kein Kontrolltier.

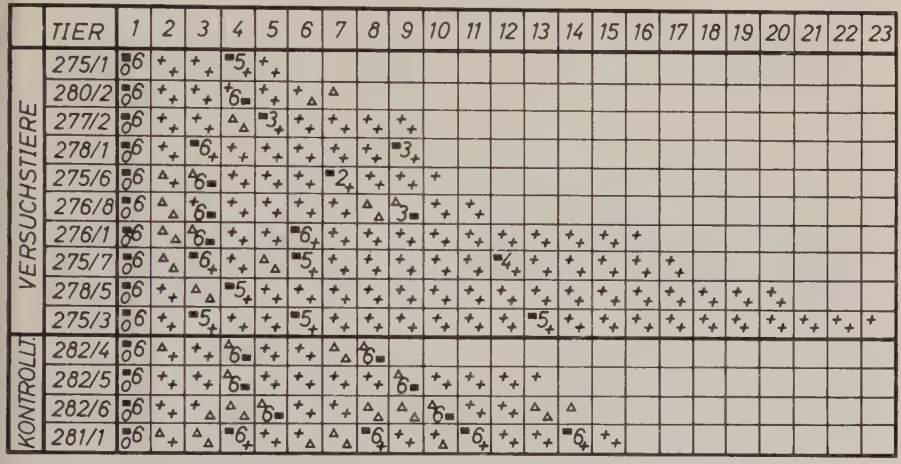


Abb. 14. Verhaltensformenwechsel reifer, nach einer Eiablage allatektomierter Weibchen. 2 Versuche/Tag. Die Ziffer neben der Eiablage gibt die Zahl der im Gelege enthaltenen Eier an. Die Zeichen bedeuten: *O* Operation; △ Abwehr; + passive Bereitschaft; ■ Eiablage

Die C. all. scheinen nach den bisherigen Ergebnissen weder die primäre noch die sekundäre Bereitschaft auszulösen, denn sowohl unreife als auch reife allatektomierte *Euthystira*-Weibchen lassen sich begatten[2]. Allerdings mißlang der Versuch, die C. all. schon *vor* der Imaginalhäutung zu entfernen. Bis jetzt hat es den Anschein, daß die sekundäre Abwehr von den C. all. abhängt, denn sie tritt nach der Entfernung der Drüsen nicht mehr auf. Implantationsversuche sollten weitere Einsichten bringen.

Die zu transplantierenden C. all. wurden narkotisierten Weibchen (Äthernarkose) entnommen, was 2 min dauerte. Ein Zusatz von Ringerlösung unterblieb; die exstirpierten C. all. wurden in einen Tropfen Hämolymphe auf einem Objektträger übertragen. An ihnen verblieb dabei zum Zwecke des leichteren Hantierens ein Stück des Nervus corporis allati. Schließlich habe ich auf einer Glasnadel die C. all. den Empfängern, jungen Weibchen, 3–8 Std nach der Häutung durch die

[1] Und zwar vor *jeder* Eiablage. Fehlt in Abb. 14 vor einer Eiablage die Abwehr, so hat dies seinen Grund darin, daß während der oft kurzen Abwehrphase gerade kein Versuch stattfand.

[2] Für das Sexualverhalten der Männchen sind die C. all. ohne Bedeutung: drei allatektomierte Männchen (Überlebensdauer bis 10 Tage) sangen und kopulierten völlig normal.

Intersegmentalhaut zwischen dem 3. und 4. Abdominalsegment in den Perivisceralsinus gesteckt. Der Eingriff ist gering, die einminütige CO_2-Narkose unschädlich; trotzdem verendeten vor Erreichen der primären Bereitschaft 51% der Versuchstiere, ein bei der sonstigen Widerstandsfähigkeit der Heuschrecken erstaunlich hoher Prozentsatz. Die Weibchen, denen auf diese Weise C. all. implantiert worden waren, wurden, um den Zeitpunkt des Eintretens der primären Bereitschaft möglichst genau zu erfahren, zweimal täglich mit kopulationsfreudigen Männchen zusammen gebracht; desgleichen die Kontrolltiere.

Bei unbehandelten Tieren ($n = 59$) ist bei einem Temperaturmittel von 25°C 102 ± 2 Std nach der Imaginalhäutung zum ersten Mal Paarungsbereitschaft festzustellen. Bei Tieren, denen nach der Häutung 2 zusätzliche C. all. implantiert worden waren ($n = 27$), stellte sich dagegen die Paarungswilligkeit bereits 91 ± 3 Std nach der Häutung ein. Diese Differenz ist statistisch gesichert ($p = 0{,}0050$[1]).

Deutlicher als durch die Angabe der Dauer der primären Abwehr wird der Erfolg der Implantation, wenn wir betrachten, wieviele der Versuchs- bzw. Kontrolltiere an den einzelnen Tagen nach der Häutung begattungsbereit wurden:

Tabelle 2. *Das Eintreten der primären Begattungsbereitschaft nach Implantation zusätzlicher C. all.*

	Tage des Imaginallebens					
	1	2	3	4	5	6
Unbehandelte Tiere (59)	—	—	—	5(= 8,5%)	35(=59,3%)	19(=32,2%)
Tiere mit zusätzlichen C. all. (27)	—	—	—	11(=40,7%)	13(=48,2%)	3(=11,1%)

Die Implantation zusätzlicher C. all. hat also eine Verkürzung der primären Abwehr, oder, anders ausgedrückt, eine Verfrühung des Beginns der Paarungsbereitschaft zur Folge. Dabei ist es gleichgültig, ob die implantierten Drüsen unreifen oder reifen Weibchen entstammen. Darauf, daß die C. all. in denerviertem Zustand ihre Hormone abzugeben vermögen, werde ich später eingehen (s. S. 483).

c) Die Wirkung von Farnesol

KARLSON und SCHMIALEK (1959) entdeckten, daß der Kot von *Tenebrio* Substanzen enthält, die Juvenilhormonwirksamkeit besitzen. SCHMIALEK (1961) isolierte aus dem Mehlkäferkot den Isoprenoidalkohol *Farnesol*, der metamorphosehemmend wirkt. Neben den Eigenschaften des Neotenins kopiert Farnesol auch die des Eireifungshormons der C. all.

[1] Es ist gerechtfertigt, die Versuchstiere mit unbehandelten Weibchen zu vergleichen, da Blindoperationen ($n = 15$) die primäre Abwehr nicht verkürzten ($p = 0{,}8$).

(WIGGLESWORTH 1961). Farnesol ist aber offenbar nicht identisch mit dem Juvenilhormon, da es in seiner Wirksamkeit weit hinter natürlichen Hormonextrakten (aus Seidenspinnermännchen) zurückbleibt. Möglicherweise handelt es sich um eine Vorstufe des Hormons oder um ähnlich strukturierte Stoffe. „Manches spricht dafür, daß die Sesquiterpene gewissermaßen Nachschlüssel sind, die zufällig gleiche biologische Wirkung besitzen" (KARLSON 1963). Da bei der Goldheuschrecke die Einpflanzung von C.all. die Paarungsbereitschaft verfrüht, lag es nahe, zu versuchen, durch die Behandlung mit Farnesol einen ähnlichen Effekt zu erzielen.

Die übliche Applikation des öligen Farnesols auf die Kutikula (WIGGLESWORTH 1961) wirkte bei frischgehäuteten *Euthystira*-Weibchen sehr toxisch. Die Tiere wurden deshalb einzeln innerhalb der ersten 6 Std nach der Häutung einmalig für 60 min in einem 50-cm³-Erlenmeyerkolben einer farnesoldampfgesättigten Atmosphäre (v. DEHN 1963) ausgesetzt. Ein in reines Farnesol getauchtes Filtrierpapier (3 cm²) wurde dem Gefäß so beigegeben, daß es für das Tier nicht erreichbar war. Diese Methode der Verabreichung erlaubt zwar keine exakte Dosierung, ergibt aber doch vergleichbare Bedingungen. Die Versuchstiere, die auf Grund der vorangegangenen Häutung ohnedies inaktiv sind, verhalten sich im Dampfgefäß ruhig. Um zu verhindern, daß sich das Farnesol auf Gras niederschlägt und unkontrollierbar zusätzlich oral aufgenommen wird, erhielten die Tiere während dieser Stunde kein Futter.

Zum Test standen zwei Handelspräparate zur Verfügung (Hersteller: Schuchardt, München und Calbiochem., Los Angeles).

Ergebnis. Die Behandlung mit Farnesol bewirkt wie die Implantation zusätzlicher C.all., daß junge Weibchen früher als normal begattungswillig werden: Die Paarungsbereitschaft tritt im Mittel 82 ± 3 Std nach der Häutung ein ($n = 23$), bei unbehandelten Weibchen[1] dagegen erst nach 102 ± 2 Std. Die Differenz ist gesichert: $p < 0{,}0002$.

Wenn wir die Versuche aufschlüsseln nach den Tagen, an denen die Tiere zum ersten Mal Kopulationsbereitschaft zeigten, so ergibt sich folgendes Bild:

Tabelle 3. *Das Eintreten der primären Bereitschaft nach Behandlung mit Farnesol*

	Tage des Imaginallebens					
	1	2	3	4	5	6
Kontrolltiere (59)	—	—	—	5(= 8,5%)	35(=59,3%)	19(=32,2%)
Farnesol-Behandelte (23)	—	—	2(= 8,7%)	12(=52,1%)	8(=34,8%)	1(= 4,2%)

Der Zeitpunkt der frühest beobachteten Bereitschaft lag bei zwei farnesolbehandelten Tieren mit 53 bzw. 56 Std nahezu um die Hälfte früher als normal. Mit Ausnahme von zwei Tieren, die „sangen", also

[1] Einstündiger Aufenthalt im farnesolfreien Gefäß, ja sogar 1 Std/Tag, ist ohne Einfluß auf das Verhalten.

aktiv bereit waren, äußerte sich die Paarungswilligkeit als passive Kopulationsbereitschaft.

3 Farnesol-Tiere zeigten ein außergewöhnliches Verhalten: Während sie auf typische Weise durch Tretbewegungen der Hinterbeine das Männchen abwehrten, stridulierten sie wie aktiv bereite Tiere. Diese eigenartige Reaktion, die wie eine Mischung beider Verhaltensweisen aussieht, war zwischen dem 3. und 6. Tag mehrmals zu beobachten. Eine Erklärung dafür kann nicht gegeben werden.

Wenn wir die bisherigen Ergebnisse zusammenfassen, ergibt sich folgendes Bild: Der Ausgang der Allatektomieversuche schien zunächst auszuschließen, daß beim Goldheuschreckenweibchen ein Hormon der C. all. die Paarungsbereitschaft herbeiführt, denn sowohl unreife als auch reife Tiere verweigern nach Entfernung der Drüsen die Paarung nicht, ganz im Gegenteil, die Bereitschaft bleibt nach dem Schwinden der primären Abwehr bzw. nach dem Ausfall der Eireifung (bei reifen Weibchen) sogar bis ans Lebensende bestehen. Sie wird nicht mehr von Abwehrreaktionen, allerdings auch nicht mehr von den der Abwehr normalerweise folgenden Eiablagen unterbrochen.

Der Befund, daß die Implantation zusätzlicher C. all. beim jungen Weibchen die Kopulationsbereitschaft verfrüht, erweist jedoch demgegenüber, daß ein C. all.-Hormon den Zeitpunkt der primären Begattungsbereitschaft festlegt: Je mehr Hormon vorhanden ist (Implantation), um so früher wird die primäre Abwehr von Paarungsbereitschaft abgelöst, je weniger Hormon vorhanden ist (Allatektomie), desto später finden wir die Bereitschaft. Daß sie nach Allatektomie frischgehäuteter Weibchen überhaupt noch auftritt, läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß der zu diesem Zeitpunkt in der Hämolymphe vorhandene Hormonvorrat ausreicht, um den Verhaltenswechsel — wenn auch verspätet — herbeizuführen. Ein Anlaufen der Eireifung (s. S. 479) weist ebenfalls in diese Richtung

Der Verhaltenswechsel ist, wenn man keine weiteren Eingriffe mehr vornimmt (s. S. 472), irreversibel: Um den Zeitpunkt der Imaginalhäutung allatektomierte Weibchen wehren nie mehr ab. Das vor jeder Eiablage regelmäßig auftretende Abwehrverhalten wird also sicher nicht von Hormonen der C. all. bewirkt.

d) Die Abwehr

Normale Goldheuschreckenweibchen lehnen die Kopulationsversuche der Männchen vor der Eiablage strikt ab (s. S. 451). Kastrierte Tiere jedoch kennen — ebenso wie die allatektomierten (S. 470) — keine sekundäre Abwehr mehr. Das Vorhandensein der Geschlechtsorgane ist — ebenso wie das der C. all. — unerläßliche Voraussetzung für das Auftreten der jeder Eiablage vorausgehenden Abwehr. Die Frage, auf welche

Art und Weise die sekundäre Abwehr von den Gonaden ausgelöst wird, soll uns nun beschäftigen.

Aus folgenden Gründen ist es unwahrscheinlich, daß die *Eierstöcke* unmittelbar und autonom die sekundäre Abwehr bewirken:

a) Die sekundäre Abwehr tritt nur vor den Eiablagen auf, wenn die Eier ihre maximale Größe erreicht haben und die Ovariolen verlassen, um in die Oviductus laterales überzutreten (Renner 1952).

b) Reifen auf Grund vorangegangener Allatektomie keine Eier (S. 470), so bleibt — trotz Anwesenheit der Ovarien — die sekundäre Abwehr aus. Wird nach einigen Wochen durch Implantation von C. all. die Eireifung wieder in Gang gebracht, so tritt auch wieder sekundäre Abwehr auf.

Es sind also aller Wahrscheinlichkeit nach die reifen Eier — sei es ihre Größe, ihr Reifezustand oder ihr Übertreten in die Oviductus laterales —, die mittel- oder unmittelbar das Ende der Paarungswilligkeit herbeiführen.

Zur experimentellen Prüfung des Einflusses der Eier auf das Verhalten bieten sich theoretisch folgende Möglichkeiten:

1. Exstirpation der reifen Eier.
2. Exstirpation der reifen Eier aus abwehrenden Weibchen und Reinjektion des Homogenats der reifen Eier.
3. Operative Entfernung der reifen Eier und Ersatz durch ein anderes Material (z. B. Muskulatur), das den Abdominalraum in gleicher Weise wie die Eier füllt.
4. Implantation reifer Eier in paarungsbereite Weibchen.
5. Durchtrennung des Bauchmarks, über das der Dehnungszustand der Gonaden dem Gehirn mitgeteilt werden müßte.

Näher untersucht wurde Punkt 5. Die Versuchsmöglichkeiten 1.—3. scheiterten daran, daß es nicht gelang, die reifen Eier operativ aus den Tieren zu entfernen. Das Sekret, das mit den Eiern abgegeben wird, erfüllt die Sekretdrüsen zur Zeit der Abwehr in starkem Maße. Es konnte nicht verhindert werden, daß es bei der Operation in die Hämolymphe gelangte, was innerhalb einer Stunde den Tod der Tiere herbeiführt. Die 4. Möglichkeit schließlich ist unbefriedigend, da die implantierten Eier durch ihre Größe die Abwehr auslösen könnten und so das Experiment seine Aussagekraft über eine hormonale Komponente der Eier, die die Abwehr bedingen könnte, verlöre. Ein Parallelversuch (Einführen ganzer und homogenisierter Eier), der nervöse und humorale Bedeutung der Eier trennen könnte, unterblieb, da Homogenats-Injektionsversuche ergaben, daß schon allein die durch sie hervorgerufenen Effekte sehr schwer zu beurteilen sind.

Die Bauchmarkdurchtrennung sollte überprüfen, ob der Füllungszustand der Oviductus laterales auf nervösem Wege die Abwehr auslöst. Der jähe Umschlag des Verhaltens von Bereitschaft zur Abwehr macht eine nervöse Regelung des Vorganges ohnedies wahrscheinlicher als eine humorale.

Der Sternalnerv des vorletzten Abdominalganglions, das im 7. Hinterleibssegment liegt, zieht beidseits zu den Oviductus laterales. Er setzt an den seitlichen Eileitern nahe ihrer Vereinigung zum Oviductus communis an. Soll die Afferenz von den Gonaden her ausgeschaltet sein, so hat die Durchtrennung des Bauchmarks proximal des vorletzten Ganglions zu erfolgen.

Das Bauchmark ist durch eine Öffnung in der ventralen Intersegmentalhaut zwischen dem 6. und 7. Abdominalsegment zu erreichen, nachdem die Schlingen des Receptaculum seminis zur Seite gelegt worden sind. Nach Versuchsende wurde überprüft, ob die Durchschneidung gelungen und keine Regeneration eingetreten war. Um einen Einfluß der Kopulation auszuschließen, unterblieb die Begattung.

Die Bedeutung der Bauchmarkssektion wurde in zwei Versuchsreihen geprüft. Die eine, bei der das Bauchmark *nach* dem Eintreten der

TIER	BAUCHMARK-DURCHTR.	TAGE 1			2		3		4		5		6		7		EILAGE OVAR.	EILAGE OV.LAT.
213/3	NACH EINTRETEN DER ABWEHR	■	+	+	+	△0	△	△	△	△	△	△	△	△	△	△		*
218/3		■	+	+	+	△0	△	△	△									*
213/1		■	+	↳	+	+	△0	△	△	△								*
213/8		■	+	+	+	+	△0	△	△	△	△							*
218/2		■	+	+	+	+	△0	△	△									*
218/9		■	+	+	+	+	△0	△	△	△								*
218/8		■	+	+	+	+	+	△0	△	△	△	△	△					*
218/11		■	+	+	+	↳	+	△0	△	△	△							*
213/5		■	+	+	+	+	+	+	+	△0	△	△	△					*
218/6		■	+	+	+	+	+	+	+	△0	△	△						*
218/5		■	+	+	+	↳	+	+	+	△0	△	△						*
219/2	NACH EIABLAGE	■0	△	+	△P												*	
219/7		■0	△	+	△P												*	
219/10		■0	+	+	△P													*
219/4		■0	△	△	+	△P											*	
219/9		■0	△	+	+	△P											*	
225/5		■0	+	+	+	△P												*
225/8		■0	+	↳	+	△P											*	
227/4		■0	+	+	+	△P												*
219/6		■0	△	+	+	+	△P											*
225/7		■0	+	+	+	+	△P										*	

Abb. 15. Das Verhalten reifer *Euthystira*-Weibchen nach Durchtrennung des Bauchmarks. ■ Eiablage; *O* Operation; *P* Präparation; + passive Bereitschaft; ↳ aktive Bereitschaft; △ Abwehr. *Ovar.* Ovariolen; *Ov. lat.* Ovid uctus laterales

Abwehr unterbrochen wurde, sollte Auskunft darüber geben, ob sich die Abwehr aufheben läßt. Von der anderen Reihe, bei der das Bauchmark unmittelbar nach einer Eiablage, also *vor* der Abwehr, durchschnitten wurde, war Aufschluß darüber zu erwarten, ob es überhaupt zur Abwehr kommt, wenn die nervöse Verbindung zum ZNS ausgeschaltet ist.

Die Ergebnisse. 1. Wenn die Abwehr einmal eingetreten ist, die Eier also aus den Ovariolen in die seitlichen Eileiter gewandert sind, bleibt die Abwehr auch nach Durchtrennung des Bauchmarks ($n = 22$) bestehen (Abb. 15). Die Tiere wehren jeden Begattungsversuch bis zu ihrem vorzeitigen Ende (2—5 Tage nach der Operation) ab. Eier werden nicht mehr abgelegt. Ein Ablegeverhalten konnte nicht beobachtet werden.

Sogar bei Tieren, denen während der Abwehr durch Bauchmarkssektion zwischen dem dritten Thorakal- und dem ersten Abdominalganglion das ganze Abdomen denerviert worden war ($n = 10$), wich die Abwehr nicht der Bereitschaft. Sie überlebten den Eingriff 2—4 Tage.

Bei beiden Tiergruppen fanden sich zum Teil *zwei* Eisextette in den Oviductus laterales. Überraschenderweise war also die Eireifung weitergelaufen, obwohl die ersten Eier noch nicht abgelegt worden waren. Dieser Befund ist im Hinblick auf die Steuerung der Eireifung und der C. all. bemerkenswert.

2. Bei Weibchen, denen nach einer Eiablage, also zur Zeit der Bereitschaft, die Ganglienkette vor dem 7. Ganglion durchtrennt worden war ($n = 25$), stellte sich etwa zur Normalzeit Abwehrverhalten ein (Abb. 15). Die sofort durchgeführte Präparation ergab, daß auch Weibchen abwehrten (60%), deren terminale Oocyten noch in den *Ovariolen* lagen. Dies war sonst nie beobachtet worden.

Aus diesen Versuchen ist festzuhalten: Durch Ausschaltung der Afferenz von den Gonaden her gelang es weder, das Eintreten der Abwehr zu verhindern, noch die bestehende Abwehr zu beseitigen. Nach Bauchmarksektion wehrten auch Weibchen ab, deren Eier noch in den Ovariolen lagen.

2. Die Eireifung

Auf die für viele Insekten nachgewiesene gonadotrope Funktion der C. all. ist schon in der Einleitung hingewiesen worden. Im folgenden soll uns die Frage beschäftigen, in welchem Maße bei der Goldheuschrecke die C. all. bzw. ein von ihnen abgeschiedenes Hormon die Eireifung regeln. Weiterhin interessiert, ob Farnesol neben dem Verhalten auch die Eireifung beeinflußt.

a) Ausschaltungsversuche

Weibchen, die um den Zeitpunkt der Imaginalhäutung allatektomiert wurden, legen keine Eier mehr (s. S. 470). Die Eireifung unterbleibt jedoch nicht völlig: Bei Weibchen ohne C. all. ($n = 13$, Tier 271/5 mit 263/11 in Abb. 13, S. 471), fanden sich bei Versuchsende, d.h. nach 11—35 Tagen nach der Häutung bzw. Operation, $1{,}37 \pm 0{,}04$ mm lange Eier. (Wie der geringe einfache mittlere Fehler des Mittelwertes zeigt, war die Eigröße bei allen Tieren sehr einheitlich und zwar unabhängig davon, ob die Eimessung 11 oder 35 Tage nach der Allatektomie erfolgte.[1]) Die zu diesem Zeitpunkt terminalen Oocyten haben allerdings $^1/_3$ der Länge ($^1/_{30}$ bis $^1/_{40}$ des Volumens) reifer Eier erreicht, sind jedoch größer als zum Zeitpunkt der Häutung ($p < 0{,}0002$). Das Eivolumen zeigt mit $0{,}1 \pm 0{,}006$ mm³ annähernd den Wert, den man bei unbehandelten Weibchen am 3. Tag des Imaginallebens vorfindet (Abb. 8, S. 461). Das

[1] Die Begattung ist dabei ohne Einfluß auf die Eireifung.

Eiwachstum ist also angelaufen; es ist anzunehmen, daß eine bestimmte, entweder zwischen Imaginalhäutung und Operation sezernierte oder aus der Larvenzeit überkommene Hormonmenge dies ermöglichte. Diese Annahme war im Vorausgegangenen (S. 476) schon zur Erklärung der Tatsache herangezogen worden, daß frischgehäutete Weibchen trotz Allatektomie paarungsbereit werden. Die Oocyten, die hier gemessen wurden, sind nicht die ursprünglich terminalen, denn die den Ovidukten nächstgelegenen Eier sind bereits mehr oder weniger weit abgebaut oder sogar resorbiert worden. Sie sind meist nur noch als kleine gelbe Pakete, die wie Corpora lutea aussehen, am Ovariolenausgang zu finden. Da verschiedene Stadien der Rückresorption beobachtet wurden, ist gewiß, daß die allatektomierten Weibchen das erste Eisextett nicht (in unreifem Zustande) abgestoßen haben.

Auch die akzessorischen Sekretdrüsen der Goldheuschrecke unterliegen der Regelung durch die C. all.: Nach Allatektomie setzt die Sekretbildung aus.

Bei *reifen* Weibchen, deren C. all. im Anschluß an eine Eiablage entfernt wurden, liegen die Verhältnisse nur scheinbar anders: Das erste Gelege nach der Allatektomie enthält noch meist 6 Eier, die folgenden jedoch weniger als 6, bis schließlich auch hier die zu diesem Zeitpunkt terminalen Oocyten resorbiert werden und die Eiproduktion aufhört (Abb. 14, S. 473). Ähnlich wie reife Tiere legte das Weibchen, das um den Zeitpunkt der Imaginalhäutung allatektomiert und 3 Wochen später wieder mit C. all. versehen wurde (Tier 269/13, Abb. 13, S. 471) zunächst 4, dann aber nur mehr 2 Eier ab. Zwischen den bei unreifen und reifen Weibchen erhaltenen Ergebnissen besteht kein grundsätzlicher Unterschied: Es liegt nahe, anzunehmen, daß im ersten Fall die Hormonmenge von vornherein nicht ausreichte, Eier zu reifen, während im zweiten Fall (und bei Tier 269/13) dieser Zustand erst über ein Übergangsstadium erreicht wurde.

Die Wichtigkeit der C. all. für die Eireifung ist aus diesen Experimenten klar ersichtlich. Weitere Versuche zur Hormonphysiologie der Eireifung erbrachten noch folgende Ergebnisse:

Zur Reifung von Eiern genügt die Anwesenheit nur *eines* C. allatum. Wird eine Drüse am Tag der Imaginalhäutung entfernt, so werden trotzdem (und zwar normal große) Eier abgelegt, allerdings nicht selten weniger als sechs (Tabelle 4).

Aus unbekannten Gründen genügt also die Hormonmenge bei einem Teil der Tiere von Anfang an oder später nicht zur Reifung von 6 Eiern. Bei den anderen Tieren dagegen, die entweder von vorneherein 6 Eier pro Gelege abgaben oder erst nach einigen Ablagen die Sechszahl erreichten, vermag das verbliebene eine C. all. den Hormonbedarf zu

decken. Möglicherweise kompensiert es durch reaktive Hyperaktivität den Ausfall der anderen Drüse.

Wenn *ein* C. allatum in der Lage ist, die Eireifung vollständig oder teilweise aufrechtzuerhalten, ergibt sich umgekehrt die Frage: Wird das

Tabelle 4. *Die Eiproduktion nach einseitiger Allatektomie*

	Eier pro Gelege							
	Tier							
	273/1	273/3	273/6	273/5	273/2	273/10	273/8	273/11
1. Eiablage	6	6	6	6	5	4	4	3
2. Eiablage	6	6	6	6	5	4	6	4
3. Eiablage	6	6	6	5	5		6	5
4. Eiablage	6	6	6	4	4		6	6
5. Eiablage	6	6	6					
6. Eiablage	6	6						

Eiwachstum beschleunigt, wenn zwar beide C. all. vorhanden sind, jedoch nur eines der beiden Ovarien?

14 Weibchen wurde innerhalb der ersten Stunde nach der Häutung ein Ovar einschließlich der Sekretdrüse entnommen, bei 6 weiteren nur die Leibeshöhle eröffnet und bei allen Tieren 100 Std nach der Häutung die Eigröße bestimmt. Der Zeitpunkt der Eimessung wurde so gelegt, weil die Eigrößen einer großen Zahl unbehandelter Weibchen vom selben Imaginalalter zum Vergleich vorlag.

Die Eier einseitig kastrierter Weibchen sind zu dieser Zeit nicht größer, sondern gesichert kleiner als die unbehandelter, unter gleichen Bedingungen gehaltener Tiere ($p < 0{,}0002$). Der Eingriff ist für die frischgehäuteten Weibchen so schwerwiegend, daß das Ergebnis wahrscheinlich durch die Operation als solche bedingt ist. Dafür spricht der Befund, daß auch die Eier der blindoperierten Weibchen nicht gesichert größer sind als die der Versuchstiere ($p = 0{,}76$). Die Blindoperation schädigt also die Tiere und stört die Eireifung. Wegen der Schwere des Eingriffs kann deshalb nicht entschieden werden, welche Bedeutung die unilaterale Kastration für die Eireifungsvorgänge im verbliebenen Ovar besitzt.

b) Implantations- und Farnesol-Versuche

Zunächst prüfte ich, ob junge, virginelle Weibchen zum Zeitpunkt der primären Begattungsbereitschaft größere Eier als Kontrolltiere besitzen, wenn sie am Tage der Häutung einer der erwähnten Behandlungen (C. all.-Implantation oder Farnesoldampf) unterzogen worden waren, die wie wir wissen (S. 474 und 475) die primäre Begattungsbereitschaft verfrühen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengefaßt.

Tabelle 5. *Die Größe der Eier zum Zeitpunkt der erstmals festgestellten primären Begattungsbereitschaft*

Unbehandelte Weibchen wurden spätestens am 6. Tag nach der Häutung begattungsbereit. Die für sie für den 7. und 8. Tag angegebenen Werte sollen nur den weiteren Verlauf des Eiwachstums angeben. An den Tagen, an denen bei den Versuchstieren kein Wert für die Eivolumina eingetragen ist, wurde kein Tier begattungsbereit. Die Zahlen in Klammern geben *n* an.

Zustand der Tiere	Eivolumina primär begattungsbereiter Weibchen (mm³)					
	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag	8. Tag
Unbehandelt	0,09±0,009 (13)	0,26±0,06 (23)	0,50±0,07 (49)	0,60±0,1 (20)	2,26±0,7 (7)	4,0±0,5 (5)
C. all. implantiert		0,18±0,04 (11)	0,40±0,14 (13)	0,82±0,41 (3)		
Farnesol 1 Std	0,27±0,12 (2)	0,38±0,13 (12)	0,87±0,2 (8)	0,72 (1)		

Der *t*-Test ergab, daß in keinem Falle (in dem *n* eine statistische Behandlung erlaubt) eine sicherbare Beschleunigung des Eiwachstums eintrat, doch fällt auf, daß die Eier der mit Farnesol behandelten Tiere durchwegs etwas größer sind als die der Kontrolltiere (s. S. 483).

Neben der Implantation fremder, *zusätzlicher* C. all. bieten sich noch andere Möglichkeiten, durch Einpflanzung der endokrinen Drüsen etwas über ihre Bedeutung für die Eireifung zu erfahren; so z. B. die Einbringung fremder C. all. nach Exstirpation der tiereigenen Drüsen und die Reimplantation der eigenen, kurz vorher herauspräparierten C. all. Der zuletzt angeführte Versuch könnte Klarheit darüber schaffen, ob nur dann Eier reifen, wenn die C. all. innerviert sind.

Bei einem von drei Weibchen, denen 3 Wochen nach Allatektomie (zur Zeit der Imaginalhäutung) je 4 C. all. paarungsbereiter Weibchen in die Leibeshöhle verpflanzt wurden, konnte die Eireifung wieder angeregt werden (s. S. 472). Die Ovarien waren also in einem Zustand verblieben, der es ermöglichte, daß unter der Wirkung des einmaligen Hormonstoßes Eier reifen konnten. Die Eizahl pro Gelege von 4 bzw. 2 Eiern deutete dabei darauf hin, daß die Hormonmenge durch Verbrauch oder Abbau gesunken war.

In der letzten Versuchsreihe mit unreifen Weibchen wurde schließlich untersucht, ob die tiereigenen C. all. die Eireifung anzuregen vermögen, wenn sie nach der Häutung exstirpiert und sofort wieder in den Kopf reimplantiert werden.

Die C. all. wurden hierzu sorgfältig freipräpariert, ihre Nervenverbindungen durchtrennt und die Drüsen ohne Berührung des Drüsenkörpers am Nervus corporis allati ganz aus dem Kopf des Tieres herausgehoben, um die Gewißheit zu haben,

daß jede Innervierung ausgeschaltet war. Die Drüsen wurden sodann sofort wieder in den Kopf zurückgebracht.

Von 3 unreifen Weibchen, die hierzu verwendet wurden, reiften 2 je 4 Eier. Das eine Tier legte sie 16 Tage nach der Häutung (also verspätet gegenüber den Blindoperierten) ab, beim anderen wurden sie 13 Tage nach der Häutung bzw. Operation (nach dem Verenden des Tieres) in den Oviductus laterales gefunden. Die C. all. vermögen also auch in denerviertem Zustande, Hormone abzugeben[1]. Die gegenüber der Norm verminderte Eizahl deutet meines Erachtens darauf hin, daß isolierte C. all. nur die zum Zeitpunkt der Denervation in ihnen gespeicherte Hormonmenge abzugeben vermögen und daß dann die Sekretproduktion aufhört.

Obwohl die Eier der mit *Farnesol* behandelten jungen Weibchen zum Zeitpunkt der primären Begattungsbereitschaft durchwegs größer sind als die gleich alter Kontrolltiere (Tabelle 5), kann dieses Ergebnis statistisch nicht gesichert werden. Da möglicherweise der Zeitraum von der Häutung bis zur primären Bereitschaft zu kurz war, als daß sich eine signifikante Volumenzunahme der Eier einstellen hätte können, wurde deshalb noch ein anderer Versuchsweg zur Ermittlung eines Einflusses von Farnesol auf die Eireifung gewählt: Wenn Farnesol die Eireifung stimuliert, sollte die erste Eiablage nach der Imaginalhäutung bei Farnesol-Tieren früher als bei den Kontrollen erfolgen. Farnesolbehandelte, unbegattete Weibchen legten $10 \pm 0{,}4$ Tage nach der Häutung ihr erstes Eisextett ab ($n = 23$), unbehandelte virginelle Tiere ($n = 20$) nach $11{,}3 \pm 0{,}6$ Tagen. Die Differenz ist zufällig, $p = 0{,}05$. Auch die Begattung spielt keine Rolle, denn unbehandelte, jedoch begattete Weibchen schritten nach $10{,}2 \pm 0{,}6$ Tagen zur Ablage ($n = 19$).

Die Frage, ob Farnesol bei *reifen* Weibchen, die schon einige Male abgelegt haben, das Wachstum der Eier beschleunigt, habe ich auf folgende Weise geprüft: 17 Tiere wurden unmittelbar nach einer Eiablage für 60 min Farnesoldampf ausgesetzt, 20 weitere dienten als Kontrolltiere. 24 Std nach der Behandlung wurden die Eigrößen bestimmt.

Ergebnis. Die Eier der Farnesoldampf ausgesetzten Heuschrecken maßen $4{,}96 \pm 0{,}2$ mm³, die der Kontrolltiere $3{,}99 \pm 0{,}3$ mm³. Diese Differenz ist (schwach) gesichert: $p = 0{,}009$. Der Größenunterschied der Eier ist dabei nicht etwa durch eine unterschiedliche Tiergröße bedingt: Die unbehandelten Tiere wogen bei Messung der Oocyten 263 ± 7 mg, die Versuchstiere $258 \pm 0{,}06$ mg. Die Versuchstiere mit den größeren Eiern waren also sogar leichter (kleiner) als die Kontrollen.

Der Versuch, durch Farnesolbehandlung bei reifen Weibchen die Dauer zwischen zwei Eiablagen zu verkürzen, mißlang: Bei Kontrolltieren ($n = 19$) betrug die Zeit zwischen zwei Eiablagen 120,2, bei den Versuchstieren ($n = 24$) 120,9 Std.

---

[1] Dies wurde bei allen bisherigen Implantationsversuchen vorausgesetzt.

Es wurde schon erwähnt (S. 458 und 462), daß bei einer Reihe von Tieren neurosekretorische Substanzen die Eireifung beeinflussen. Die Implantation von Corpora cardiaca hebt bei *Schistocerca* die Eiweißkonzentration im Blut und stimuliert die Eireifung (HILL 1962). Bei *Euthystira* war ähnliches zu erwarten. Die Implantation von Corpora cardiaca aus frischgehäuteten Weibchen, in denen histochemisch große Mengen von Neurosekret nachweisbar sind, beschleunigte jedoch das Eiwachstum im Zeitraum zwischen Häutung und primärer Bereitschaft nicht ($n = 7$).

3. Die Frage der Rückwirkung der Gonaden auf die Corpora allata

Im Zusammenhang mit dem Problem der Steuerung der Eireifung durch die C. all. wurde bekannt, daß bei Weibchen verschiedener Insektenordnungen eine Beziehung der Gonaden zu den C. all. besteht. Wie die Gonaden die C. all. beeinflussen, und ob sie auf dem Wege über das Gehirn durch eine zeitweilige Restriktion der Drüsen (und des neuroendokrinen Systems ?) die Rhythmik der Eireifungsprozesse hervorrufen, besteht keine endgültige Klarheit. Das Wissen um eine reziproke Korrelation zwischen den Drüsen und den Geschlechtsorganen beruht überwiegend auf dem Befund, daß die Entfernung der Ovarien bei adulten Insektenweibchen Hypertrophie der C. all. bewirkt[1], die entweder auf Zurückhaltung des nicht benötigten Sekrets oder auf einer übersteigerten Drüsenfunktion beruht.

Zur Prüfung dieser Fragen wurde an reifen *Euthystira*-Weibchen unmittelbar nach einer Eiablage einer der folgenden Eingriffe ausgeführt: a) Beidseitige Kastration; b) einseitige Kastration; c) Durchtrennung des Bauchmarks proximal und distal vom 7. Ganglion.

Zur Technik. Die Kastration wurde in der von RENNER (1952) angegebenen Weise durchgeführt. Das Ovar jeder Seite wurde einschließlich des Oviductus lateralis und der Sekretdrüse entfernt, Oviductus communis und Receptaculum seminis verblieben im Tier. Zum Eingriff wurde das 6. und 7. Abdominalsegment auf beiden Seiten von lateral eröffnet. Die Operation dauerte rund 4 min, die Tiere wurden mit CO_2 betäubt. Zur Durchtrennung des Bauchmarks s. S. 478.

Zu verschiedenen Zeitpunkten des Fortpflanzungszyklus, der sich an die Operation anschloß, wurde sodann die Größe der C. all. in der schon angegebenen Weise bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 6 zusammengefaßt.

Die Entfernung *beider* Ovarien führt also bei *Euthystira* im hier untersuchten Zeitraum nicht zu Hypertrophie der C. all. Auch 96 und 120 Std nach totaler Kastration konnte keine Übergröße der C. all. festgestellt werden (287 bzw. 314 μ, je 2 Tiere).

---

[1] Bei Männchen führt Kastration nicht zu Rückwirkungen an den C. all.

Tabelle 6. *Die Größe der C.all. in Abhängigkeit von der Zeit nach verschiedenen Eingriffen*

Die Zahl in Klammern gibt *n* an. Für die Spalte rechtsseitig Kastrierte: li = linkes, re = rechtes C.all. Die Größe der C.all. wurde überwiegend 48 Std nach Eiablage bzw. Operation bestimmt, da zu dieser Zeit die Eier in die Oviductus laterales übertreten und hier am ehesten Hypertrophie der C.all. zu erwarten wäre, falls die Gonaden oder die Eier die C.all.-Funktion beeinflussen.

	Größe der Corpora allata (μ)				
	Zeit nach Eiablage bzw. Operation (Std)				
	0	24	48		72
Unbehandelte Tiere	266±9 (15)	292±8 (20)	308±7 (20)		304±13 (11)
Bilateral Kastrierte	—	318±12 (11)	312±11 (20)		304±11 (10)
Rechtsseitig Kastrierte	—	—	li. 328±13 (15)	re. 340±12 (15)	—
Durchtrennung des Bauchmarks prox. 7. Ggl.	—	—	333±14 (17)		—
Durchtrennung des Bauchmarks distal 7. Ggl.	—	—	296±7 (8)		—

Nach Exstirpation *eines* Ovars übertrifft weder das linke ($p = 0{,}2$) noch das rechte C.all. ($p = 0{,}02$) an Größe die Drüsen unbehandelter Weibchen. Ebenso ist die Differenz des Werts für linkes und rechtes C.all. zufällig. Allerdings fanden sich bei den unilateral kastrierten Weibchen insgesamt 6 bedeutend größere C.all. als bei den unbehandelten: Während das größte C.all. der Kontrollen 370 μ maß, erreichte dasjenige der Versuchstiere 468 μ.

Auch bei den Experimenten der Bauchmarksektion, die bei Durchtrennung der Konnektive proximal vom 7. Ganglion (der Eintrittsstelle der Ovarnerven) einen etwaigen nervösen Einfluß der Gonaden auf die C.all. ausschließen sollte, ergab sich kein klares Anschwellen der Drüsen ($p = 0{,}1$). Allerdings wurden auch hier (Durchschneidung proximal vom 7. Ganglion) einzelne bedeutend größere Drüsen als bei unbehandelten Weibchen gefunden, so der mit 471 μ überhaupt größte Wert, der den maximalen der Kontrolltiere um 100 μ übertrifft.

IV. Diskussion

Hormonal gesteuerte Verhaltensweisen sind unter wirbellosen Tieren, außer bei Krebsen (Geschlechtsverhalten), vor allem bei Insekten bekannt (s. Einleitung). Gegenüber älteren Arbeiten, die meist auf Grund

Tabelle 7. *Übersicht der nach verschiedenen Eingriffen bei Euthystira und Gomphocerus vorkommenden Verhaltensformen*

Versuche an frischgehäuteten Weibchen (die Ergebnisse der Experimente an reifen Tieren stellen im wesentlichen eine Bestätigung dar).

Zustand der Tiere	Primäre Abwehr	Primäre Bereitschaft		Sekundäre Abwehr	Eiablage
		passiv	aktiv		
		Euthystira			
Unbehandelt . . .	+	+	+ (selten)	+	+
C. all. entfernt . .	+ (verlängert)	+	—	—	—
2 zusätzliche C. all. implantiert oder Farnesol	+ (verkürzt)	+	+ (selten)	+	+
Kastriert (RENNER) . . .	+	+	+	—	Ø
		Gomphocerus nach LOHER (1962)			
Unbehandelt . . .	+	+	+	+	+
Allatektomiert . .	+	—	—	Ø	—
Kastriert	+	+	+	+	Ø

der Parallelität der Hormondrüsen-Aktivität und der untersuchten Verhaltensweisen auf einen kausalen Zusammenhang schlossen, liefern Ausschaltungs- und Transplantationsexperimente eindeutigere Aussagen. Untersuchungen über die hormonalen Grundlagen des Sexual- und Fortpflanzungsverhaltens der Insekten liegen erst aus den letzten Jahren vor. So erschienen während der Durchführung der vorliegenden Untersuchung zwei Arbeiten (LOHER 1962 und LOHER und HUBER 1964), die sich mit ähnlichen Problemen bei *Gomphocerus*, einer systematisch nahestehenden Feldheuschrecke, befassen.

Eine tabellarische Übersicht der Verhaltensformen der *Euthystira*-Weibchen nach verschiedenen Eingriffen möge als Zusammenfassung des Vorgetragenen dienen und den Vergleich mit *Gomphocerus* erleichtern (Tabelle 7).

1. Die Regelung des Verhaltens

Da während der Dauer der primären Abwehr, der Zeit zwischen Imaginalhäutung und primärer Kopulationsbereitschaft, Veränderungen in den Gonaden (Eiwachstum, beginnende Füllung der Sekretdrüsen) auftreten, liegt es nahe, in den Geschlechtsorganen die Ursache für den auffälligen Verhaltenswechsel des jungen Weibchens von der Abwehr zur Bereitschaft zu suchen. Doch auch in Abwesenheit der Gonaden stellt sich die Paarungsbereitschaft ein (RENNER 1952). Die primäre Abwehr

ist also gonadenunabhängig; eigene Ergebnisse (S. 467) bestätigten dies, Untersuchungen von Loher und Huber (1964) erwiesen ein Gleiches für *Gomphocerus*.

Erste Hinweise, daß es sich bei der von Renner (1952) vermuteten „übergeordneten Stelle" (s. S. 467), die den Verhaltensablauf während der Reifungsperiode steuert, um die C. all. handeln könne, erbrachte Arbeiten von Haskell und von Engelmann (beide 1960): Bei *Chortippus* ist ein im Blut vorhandener Stoff für das Einsetzen der Begattungsbereitschaft verantwortlich, bei *Leucophaea* bewirkt die Entfernung der C. all., daß sich die Weibchen seltener als die Kontrolltiere begatten lassen.

Sowohl im unreifen als auch im reifen Zustand allatektomierte Goldheuschreckenweibchen verweigern demgegenüber die Paarung nicht, im Gegenteil, die Paarungswilligkeit ist nach Beendigung der primären Abwehr bzw. (bei reifen Weibchen) nach dem Aufhören der Eireifung ihre einzige Verhaltensform. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Gomphocerus:* „Die allatektomierten Weibchen sangen und kopulierten dagegen (sc. im Gegensatz zu Kontrolltieren) nicht, und das Verhalten zum Männchen war stets heftige Abwehr und Flucht" (Loher 1962). Es lag hier also eine mangelnde Bereitschaft auf seiten des Weibchens vor, die über das ganze Leben des Tieres eine Kopulation ausschloß, während bei der Schabe *Byrsotria* (und *Leucophaea?*) durch Allatektomie nicht das Verhalten des Weibchens verändert, sondern die Bildung eines die Männchen anlockenden Pheromons unterbunden wird (Barth 1962). Loher und Huber (1964) schließen aus den Allatektomieversuchen an *Gomphocerus*, daß die primäre Abwehr auf das Fehlen von (C. all.-) Hormonen oder auf eine zu geringe Hormonkonzentration zurückzuführen ist. Für *Euthystira* scheint dies nicht zuzutreffen, denn auch nach Entfernung der Drüsen um den Zeitpunkt der Imaginalhäutung weicht die primäre Abwehr — wenn auch verspätet — der Kopulationsbereitschaft. Es kann jedoch Hormon der C. all., das die primäre Abwehr beendet, trotz Ausschaltung der Drüsen vorhanden sein. Es ist vorstellbar, daß es entweder im Zeitraum zwischen Häutung und Operation sezerniert wird, oder daß es noch aus der Larvenzeit im Tier vorliegt. (Aus Versuchen von Engelmann (1960) ist bekannt, daß paarungsunlustige *Leucophaea*-Weibchen durch Implantation *larvaler* C. all. zur Kopulationsbereitschaft „umgestimmt" werden können.) Für die Annahme, daß die Allatektomie kurz nach der Imaginalhäutung das Vorhandensein von Hormon nicht ausschließt, spricht die Beobachtung, daß die hormonal kontrollierte Eireifung und die Sekretproduktion in den Geschlechtsanhangsdrüsen in gewissem Umfange anläuft. Das verspätete Eintreten der primären Begattungsbereitschaft könnte aus der Niedrigkeit des Hormontiters resultieren. Bei *Euthystira* gelang zwar die Exstirpation der Drüsen *vor* der Imaginalhäutung, was eine Garantie für das völlige Fehlen von C. all.-Wirkstoffen in der Imago darstellen würde, doch überlebten die allatektomierten

Larven im Gegensatz zu *Gomphocerus* die Imaginalhäutung nicht. Während Goldheuschreckenweibchen auch paarungsbereit werden, wenn ihre C. all. 2 Std nach der Imaginalhäutung entfernt werden, verhindert bei *Gomphocerus* noch eine 24 Std nach der Häutung durchgeführte Allatektomie das Zustandekommen der Bereitschaft.

Die Erhöhung der Konzentration des C. all.-Faktors bei frischgehäuteten Goldheuschreckenweibchen durch Implantation zusätzlicher C. all. verkürzt die Dauer der primären Abwehr signifikant. Das beweist, daß Hormone der C. all. die Bereitschaft herbeiführen und (oder) die primäre Abwehr verdrängen. Die C. all. sind zwar für den Wechsel von primärer Abwehr zu primärer Bereitschaft vonnöten, nicht aber zur Aufrechterhaltung der Bereitschaft. Die Länge der Zeitspanne, über deren Dauer sich die Tiere ohne die Hormonquelle paarungswillig verhalten, schließt aus, daß nur in Anwesenheit des Hormons die Bereitschaft bestehen bleiben kann.

Die Ansicht von Loher und Huber (1964) „die passive und aktive Bereitschaft könnte durch abgestufte Hormonmengen ausgelöst werden" und „die Balz würde als endogenen Auslöser einen hohen Hormontiter benötigen", gilt für unsere Versuchstiere nicht: Allatektomierte Weibchen zeigten, zum Teil Wochen nach Exstirpation der C. all., plötzlich aktives Verhalten, das an der typischen Stridulationsbewegung zweifelsfrei zu erkennen war. Auch die Tatsache, daß bei allatektomierten, passiv bereiten Weibchen, denen 3 Wochen nach Entfernung der Drüsen 4 C. all. implantiert wurden, sich das passive nicht zu aktivem Verhalten steigerte, scheint mir der Vorstellung zu widersprechen, die passive sei eine (hormonale) Vorstufe der aktiven Kopulationsbereitschaft. Des weiteren erhöhte die Einpflanzung zusätzlicher C. all. den Prozentsatz der beobachtbaren primären aktiven Bereitschaften nicht.

Beim Wechsel der primären Abwehr zur erstmaligen Begattungsbereitschaft spielen aber die C. all. ganz offensichtlich eine große Rolle: Je mehr Hormon vorhanden ist (Implantation), desto früher stellt sich die Bereitschaft anstelle der primären Abwehr ein, je geringer der Hormongehalt im Tier ist (Allatektomie), desto später finden wir sie.

Die Bedeutung der C. all. für das Sexualverhalten der Saltatoria ist unterschiedlich: Die Drüsen sind ohne Einfluß auf das Paarungsverhalten von *Schistocerca*-Weibchen (Loher 1959, 1960), *Gomphocerus*-Männchen (Loher 1962), *Gryllus*-Weibchen (Loher, unveröffentlicht, zitiert nach Loher und Huber 1964) und *Euthystira*-Männchen (S. 473), sie sind wichtig für die Regelung des Verhaltens bei *Schistocerca*-Männchen (Loher 1960), *Gomphocerus*- (Loher 1962) und bei *Euthystira*-Weibchen.

2. Zur Auslösung des Abwehrverhaltens

Weder die C. all. noch die Gonaden können die *primäre* Abwehr bedingen, denn ihre operative Entfernung beseitigt diese Verhaltensform

nicht (Tabelle 7). Am besten erscheint mir die Deutung, daß die primäre Abwehr eine Folge des niedrigen C.all.-Hormon-Titers ist (vgl. LOHER und HUBER 1964).

Die Vermutung, die *sekundäre* Abwehr (deren Fehlen bei *Euthystira* in Tabelle 7 nach Allatektomie auffällt) werde direkt von den C.all. bedingt, ist durch folgende Ergebnisse entkräftet: Sie tritt nur auf, wenn die Eier ihre Ablegereife erreichen. Das Verhalten kastrierter Weibchen gleicht dem allatektomierter: Reifen wegen des Fehlens der Gonaden oder auf Grund des C.all.-Hormon-Mangels keine Eier, so fehlt auch die Abwehr. Die sekundäre Abwehr findet sich wieder, wenn (nach Reimplantation von C.all.) Eier reifen. Ist bei reifen Weibchen nach Allatektomie die Eireifung verzögert, die Dauer zwischen zwei Eiablagen also verlängert, bleibt die Bereitschaft dementsprechend länger bestehen und weicht erst kurz vor der Eiablage wieder der Abwehr. Für die Auslösung der sekundären Abwehr ist also sicher den Gonaden bzw. den in ihnen ablaufenden Eireifungsvorgängen eine führende Rolle beizumessen.

Während bei *Gomphocerus* (LOHER und HUBER 1964) der Begattungsakt die Abwehr auslöst, sind bei *Euthystira* Vorgänge der Eireifung und Eiwanderung (RENNER 1952) dafür wichtig. Bei der Goldheuschrecke bleibt nach Kastration die sekundäre Abwehr aus, nicht hingegen bei *Gomphocerus*. Die bei *Euthystira* (S. 477) durch Bauchmarkssektion gewonnenen Ergebnisse deuten darauf hin, daß nicht der (nervös perzipierte) Füllungszustand der Oviductus laterales und Calyces das Tier veranlaßt, sich abweisend zu verhalten. Zumindest kann eine derartige Meldung nicht über das Bauchmark laufen. Nach den hier vorgetragenen Experimenten ist nur vorstellbar, daß die reifen Eier auf humoralem Wege die Abwehr bedingen oder daß sonst irgendein mit der Eireifung korrelierter endogener Zustand abwehrerhaltend wirkt. Eine Auslösung der Abwehr durch die Einwanderung selbst ist deswegen unwahrscheinlich, weil auch Weibchen abwehren, deren Eier (nach Bauchmarkdurchtrennung) noch in den Ovariolen liegen.

3. Die Regelung der Eireifung

Ausschaltungs- und Implantationsversuche (Reimplantation der eigenen C.all. und Einpflanzung fremder Drüsen nach vorangegangener Allatektomie) haben erwiesen, daß auch bei *Euthystira* ein Wirkstoff der C.all. die Eireifung kontrolliert. Dieser Befund steht in Einklang mit den an anderen Heuschrecken und an den meisten anderen Insekten erhaltenen Ergebnissen (s. S. 448).

Und zwar ist bei unreifen und reifen Goldheuschreckenweibchen der Einfluß der C.all. gleich wichtig: Von frischgehäutet-allatektomierten Tieren werden überhaupt keine Eier abgelegt, reife Weibchen geben nach Entfernung der Drüsen fortlaufend weniger Eier pro Gelege ab, entsprechend dem Sinken des Hormonspiegels, bis schließlich auch bei ihnen

die Eiproduktion völlig unterbleibt. Das Hormon der C.all. ermöglicht dabei bis zu 13 Tagen nach der Operation die Reifung (zumindest einiger) Eier. Es wird also relativ langsam abgebaut oder verbraucht.

Die Tatsache, daß reife Weibchen nach Allatektomie noch bis zu drei Mal Eier legen, zeigt weiterhin, daß vor dem Eingriff von den Drüsen eine Hormonmenge produziert worden ist, die über das für ein Eisextett notwendige Quantum hinausgeht. Es kann deshalb nicht entschieden werden, ob schon *ein* C.all. den Hormonbedarf zu decken vermag (ob also eine physiologische Überproduktion vorliegt), oder ob es durch Hyperaktivität das Hormondefizit ausgleicht. Desgleichen ist unbekannt, was bei einigen Tieren dazu führte, daß bei Anwesenheit nur eines C.all. von Anfang an oder erst später weniger als 6 Eier abgegeben wurden.

Für den Fehlschlag, durch Implantation *zusätzlicher* C.all. das Eiwachstum bei unreifen Weibchen zu beschleunigen, bieten sich verschiedene Erklärungsmöglichkeiten:

1. Die Menge zusätzlichen Hormons war zu gering, als daß sich im relativ kurzen Untersuchungszeitraum eine deutliche Eiwachstumsförderung einstellen hätte können;

2. der physiologische Zustand der Versuchstiere vermochte nicht, auf die Hormonzufuhr zu reagieren.

1. kann nicht ausgeschlossen werden; zu 2. ist zu bemerken: Bisher wurde überwiegend die Meinung vertreten, das Hormon der C.all. greife über den Stoffwechsel in die Eireifung ein. In den letzten Jahren mehren sich jedoch die Hinweise, daß das gonadotrope Hormon der C.all. nur eine Rolle bei der Aufnahme der Dotterproteine durch die Eier (z.B. Beeinflussung der Follikelzellen) spielt, während Wirkstoffe aus den neuroendokrinen Zellen des Gehirns den Eiweißstoffwechsel, d.h. die Menge der zum Aufbau der Eier zur Verfügung stehende Eiweißstoffe im Blut kontrollieren (z.B. HILL 1962; HIGHNAM et al. 1963). Es ist dabei ungeklärt, ob der Einfluß der Gehirnhormone auf die Proteinsynthese ein direkter (HILL 1962) oder ein indirekter (SLAMA 1964) ist. Die Beobachtung, daß Kastration bei der Goldheuschrecke zu Anhäufung neurosekretorischen Materials in den Corpora cardiaca führt (s. S. 464), ist als Hinweis auf eine reziproke Beziehung zwischen den histologisch nachweisbaren Neurosekreten und der Eireifung zu werten. Gilt die von HIGHNAM und anderen entwickelte obige Vorstellung auch für unser Versuchstier, so läßt sich das negative Ergebnis der C.all.-Implantation bezüglich der Eiwachstumsbeschleunigung so erklären: Trotz Erhöhung des C.all.-Hormon-Spiegels kann Dotter nicht in erhöhtem Maße in die Eier eingelagert werden, da er noch nicht zur Verfügung steht. In der jungen Imago ist (unter dem Einfluß des neuroendokrinen Systems) noch nicht genügend Dotterprotein synthetisiert worden. Das gleiche kann für die Farnesol-Versuche zutreffen. Umgekehrt beschleunigt auch die Einpflanzung zusätzlicher Corpora cardiaca im Gegensatz zu *Schistocerca*

(Hill 1962) bei der Goldheuschrecke das Eiwachstum nicht. In diesem Falle könnte ein Mangel von C. all.-Hormon dafür verantwortlich sein. Eine Kombinationsimplantation (Corpora cardiaca + allata) wurde nicht versucht.

Bei reifen *Euthystira*-Weibchen fördert Farnesol die Eireifung; es vertritt in seiner Wirkung also das gonadotrope Hormon der C. allata. Farnesol besitzt andererseits Juvenilhormon-Wirksamkeit. Bei *Euthystira* kopiert es zudem die verhaltenssteuernde Funktion des C. all.-Faktors, die ihrerseits durch Implantation larvaler C. all. nachgeahmt werden kann (Engelmann 1960). All dies spricht dagegen, daß von den C. all. im larvalen und im imaginalen Insekt verschiedene Wirkstoffe ausgeschüttet werden, wie es mehrfach gefordert wurde (z. B. Lüscher und Springhetti 1960).

Aus der Tatsache, daß Farnesol Verhalten und Eireifung beeinflußt, kann weiter gefolgert werden, daß die Existenz eines „Bereitschaftsfaktors" nicht notwendigerweise gefordert werden muß. Vielmehr ist vorstellbar, daß der gonadotrope Wirkstoff der C. all. auch auf das Verhalten Einfluß nimmt.

Erste orientierende Versuche über die Regelung des C. all.-Sekretionszyklus ergaben, daß bei der Goldheuschrecke die Gonaden nicht in gleich starkem Maße wie bei Schaben (z. B. Engelmann 1960; Roth und Stay 1961, 1962) auf die C. all. zurückwirken. Weder die Entfernung der Ovarien (vgl. Ergebnisse von Quo 1958 und Joly 1964 an *Locusta*), noch die Durchtrennung des Bauchmarks führte zu einer klaren Hypertrophie der C. all. Zur Klärung der Frage, was den Rhythmus der Sekretionstätigkeit der C. all. bei *Euthystira* steuert, sind weitere Untersuchungen nötig.

Zusammenfassung

1. Die topographische Anatomie der retrocerebralen Drüsen und die Histologie des cerebralen neuroendokrinen Systems werden beschrieben. Bei beiden Geschlechtern wurden ventral im Protocerebrum gelegene Zellen beobachtet, die sich wie die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis anfärben lassen.

2. Am 4. Tag des Imaginallebens erfolgt eine Ausschüttung des in den Corpora cardiaca gespeicherten Neurosekrets. Ein Zusammenhang zwischen der Abgabe des Neurosekrets und der Zunahme des Eiwachstums ist wahrscheinlich. Die Corpora cardiaca reifer Weibchen enthalten zu Beginn und in der Mitte des Fortpflanzungszyklus gleiche Mengen von Neurosekret. Werden ihre Ovarien entfernt, so tritt die färbbare Substanz in den Corpora cardiaca gehäuft auf.

3. Während die Größe der Corpora allata im männlichen Geschlecht eine Funktion der Tiergröße ist, finden sich bei Weibchen körpergrößenunabhängige Schwankungen der Drüsengröße, die als Maß ihrer sekretorischen Aktivität zu werten sind. Die Größenveränderungen der Corpora allata sind zeitlich mit dem Fortpflanzungszyklus korreliert.

4. Die Exstirpation der Corpora allata 2—24 Std nach der Imaginalhäutung verhindert nicht, daß Goldheuschreckenweibchen paarungsbereit werden. Die einmal eingetretene Paarungsbereitschaft bleibt bis zum Tod der Tiere bestehen, sie wird nicht mehr von Abwehrreaktionen unterbrochen. Es ist bedeutungslos, ob die Weibchen begattet werden oder nicht. Auch bei reifen Weibchen geht das Verhalten nach Allatektomie allmählich in Dauerbereitschaft über.

Auf der anderen Seite bewirkt die Einpflanzung zusätzlicher Corpora allata in frischgehäutete Weibchen, daß sie früher als normal Kopulationsbereitschaft zeigen. Ein Wirkstoff der Corpora allata bewirkt also den Verhaltenswechsel von primärer Abwehr zur Kopulationsbereitschaft. Die Tatsache, daß auch allatektomierte, unreife Weibchen paarungswillig werden, kann so erklärt werden, daß entweder zwischen Häutung und Operation Hormon sezerniert wurde, oder daß es bereits zum Zeitpunkt der Häutung im Tier vorlag. Das Anlaufen der Eireifung macht dies wahrscheinlich. Das Hormon der Corpora allata ist nicht zur Aufrechterhaltung der Bereitschaft nötig.

5. Farnesol, das das Juvenil- und Eireifungshormon der Corpora allata kopiert, zeigt bezüglich des Verhaltens den gleichen Effekt wie die Implantation zusätzlicher Corpora allata.

6. Die sekundäre Abwehrreaktion kann, nachdem sie eingetreten ist, durch Sektion des Bauchmarks nicht beseitigt werden; sie stellt sich auch dann zum normalen Zeitpunkt ein, wenn das Bauchmark vor dem Abwehrverhalten durchtrennt wird. Das schließt aus, daß die sekundäre Abwehr auf nervösem Wege (z.B. durch den Füllungszustand der Gonaden) über das Bauchmark ausgelöst wird.

7. Die Corpora allata bzw. ihre Hormone kontrollieren auch bei der Goldheuschrecke die Eireifung: Die Allatektomie bewirkt sowohl bei unreifen als auch bei reifen Weibchen, daß die Reifung und Ablage von Eiern (von Anfang an bzw. erst nach einiger Zeit) unterbleibt. Die Rückimplantation von Drüsen ermöglicht neuerliche Eireifung.

Zur Reifung von Eiern genügt *ein* Corpus allatum, allerdings enthalten nur $^2/_3$ der Gelege die Normalzahl von sechs Eiern.

Die Corpora allata müssen nicht innerviert sein, um die Reifung wenigstens einiger Eier zu ermöglichen.

Weder durch implantierte, zusätzliche Corpora allata noch durch Behandlung mit Farnesol konnte bei unreifen Weibchen das Eiwachstum stimuliert werden. Gleiches gilt für die Implantation zusätzlicher Corpora cardiaca. Eine Erklärung wird versucht.

8. Die Exstirpation der Gonaden und die Durchtrennung des Bauchmarks ergeben keine Hypertrophie der Corpora allata.

Summary

1. The topographical anatomy of the retrocerebral glands and the histology of the cerebral neurosecretory system are described. Ventrally in the protocerebrum cells were observed in both males and females which stain like the neurosecretory cells in the pars intercerebralis.

2. On the fourth day after the imaginal moult the neurosecretory substance in the corpora cardiaca is released. Egg growth is probably connected with this discharge.

The corpora cardiaca of mature females contain the same quantity of neurosecretory substance at the beginning as in the middle of the reproductory cycle. Ovariectomy leads to accumulation of stainable substance in the corpora cardiaca.

3. Whereas the size of the corpora allata is a function of body size in males, in females the corpora allata vary in size independently of body volume in rhythm with the reproductory cycle.

4. Extirpation of the corpora allata between two and 24 hours after the imaginal moult does not prevent "primary readiness" to mate in female gold grasshoppers. This willingness remains constant until the death of the females and is not interrupted by periods of "secondary defence", even after mating has occured. Even in females which have already laid eggs there is a slow transition to constant readiness after extirpation of the corpora allata. Implantation of additional corpora allata in freshly moulted females on the other hand leads to earlier readiness. The corpora allata therefore produce a substance which is connected with the transition from primary defence to readiness. Such being the case, some hormone must be secreted to produce readiness either before the final moult or between the moult and the extirpation of the corpora allata. This postulate is supported by the partial ripening of the eggs in the ovary of allatectomized females. However, the hormone is not a condition for continued readiness.

5. Farnesol, which imitates the juvenile and egg-ripening effects of the corpora allata, also produces an earlier transition from defence to readiness.

6. The secondary defence (shortly before the eggs are laid) is not influenced by severing the ventral nerve cord, whether the section is performed before or after the defence reaction sets in. Thus nervous control of secondary defence seems to be excluded.

7. The hormones of the corpora allata in the gold grasshopper control the ripening of its eggs. The ripening and laying of eggs is prevented in freshly moulted and slowly ceases in fully mature allatectomized females. Egg ripening begins again with the re-implantation of corpora allata.

One corpus allatum is sufficient for the maturation of eggs, although only two-thirds of the egg pods contain the usual six eggs.

The corpora allata need not be innervated for at least some eggs to ripen.

Neither the treatment with farnesol, nor the implantation of additional corpora allata, nor of corpora cardiaca stimulated egg growth in freshly moulted females.

8. Neither castration nor section of the ventral nerve cord leads to hypertrophy of the corpora allata.

Literatur

ALBRECHT, F. O.: The anatomy of the migratory locust. University of London, The Athlone Press 1953.

ATZINGER, L.: Vergleichende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Ausbildung der Flügel, Ausbildung der Flugmuskulatur und Flugvermögen bei Feldheuschrecken. Unveröff. Diss. der Universität München 1952.

BARTH jr., R. H.: The endocrine control of mating behavior in the cockroach *Byrsotria fumigata* (GUÉRIN). Gen. comp. Endocr. **2**, 53—69 (1962).

BECK, S. D., and N. ALEXANDER: Proctodone, an insect developmental hormone. Biol. Bull. **126**, 185—198 (1964).

BEETSMA, J., L. DE RUITER, and J. DE WILDE: Possible influence of neotenine and ecdyson on the sign of phototaxis in the eyed hawk caterpillar (*Smerinthus ocellata* L.). J. Insect Physiol. **8**, 251—257 (1962).

BUTENANDT, A., u. P. KARLSON: Über die Isolierung eines Metamorphose-Hormons der Insekten in kristallisierter Form. Z. Naturforsch. **9**b, 389—391 (1954).

DEHN, M. v.: Hemmung der Flügelbildung durch Farnesol bei der schwarzen Bohnenlaus, *Doralis fabae* SCOP. Naturwissenschaften **50**, 578 (1963).

DUPONT-RAABE, M.: Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les insects. Anée Biol. **32**, 247—280 (1956).

— Mise en évidence, chez les Phasmides, d'une troisième paire de Nervi corporis cardiaci voie possible cheminement de la substance chromactive tritocérébrale vers les Corpora cardiaca. C. R. Acad. Sci. (Paris) **243**, 1240—1243 (1956).

ENGELMANN, F.: Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (FABR.). J. Insect Physiol. **1**, 257—278 (1957).

— Hormonal control of mating behaviour in an insect. Experientia (Basel) **16**, 69 (1960).

— Mechanisms controlling reproduction in two viviparous cockroaches (Blattaria). Ann. N. Y. Acad. Sci. **80**, 516—536 (1960).

—, u. M. LÜSCHER: Die hemmende Wirkung des Gehirns auf die Corpora allata bei *Leucophaea maderae* (Orthoptera). Verh. dtsch. zool. Ges. **50**, 215—220 (1956).

FLORKIN, M., and H. S. MASON: Comparative biochemistry. VI. New York and London: Acad. Press 1964.

FÜLLER, H. B.: Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die neurosekretorischen Verhältnisse im Zentralnervensystem von Blattiden und Culiciden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **69**, 223—250 (1961).

GERSCH, M.: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Akad. Verlagsges. Leipzig: Geest & Portig KG 1964.

GILLET, J. D.: Initiation and promotion of ovarian development in the mosquito *Aedes aegypti* (L.). Ann. trop. Med. Parasit. **50**, 375—380 (1956).

GIRARDIE, A.: Action de la pars intercerebralis sur le developpement de *Locusta migratoria* L. J. Insect Physiol. **10**, 599—609 (1964).

GOMORI, G.: Observations with differential stains on human islets of Langerhans. Amer. J. Path. **17**, 395—406 (1941).

HANSTRÖM, B.: Die Corpora allata und die Corpora cardiaca der Insekten. Biol. gener. (Wien) **15**, 485—531 (1941).

HASKELL, P.T.: Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 3. The influence of the gonads. Anim. Behav. **8**, 76—81 (1960).

HIGHNAM, K.C.: The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. Quart. J. micr. Sci. **102**, 27—38 (1961).

— Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. Quart. J. micr. Sci. **103**, 57—72 (1962).

—, O. LUSIS, and L. HILL: The role of the corpora allata during oöcyte growth in the desert locust, *Schistocerca gregaria* FORSK. J. Insect Physiol. **9**, 587—596 (1963).

— Factors affecting oöcyte resorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* (FORSKAL). J. Insect Physiol. **9**, 827—837 (1963).

HILL, L.: Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. J. Insect Physiol. 8, 609—619 (1962).

JACOBS, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol. **10**, Beiheft 1 (1953).

JOLY, P.: Les correlations humorales chez les Acridiens. Ann. Biol. **34**, 97—118 (1958).

JOLY, L.: Controle du fonctionnement ovarien chez *Locusta migratoria* L. — I. Effets des castrations totales et de ligatures de l'oviducte. J. Insect Physiol. **10**, 437—442 (1964).

KARLSON, P.: Chemie und Biochemie der Insektenhormone. Angew. Chemie **75**, 257—265 (1963).

—, u. P. SCHMIALEK: Nachweis der Exkretion von Juvenilhormon. Z. Naturforsch. **9**b, 821 (1959).

KIRIMURA, J., M. SAITO, and M. KOBAYASHI: Steroid hormone in an insect, *Bombyx mori*. Nature (Lond.) **195**, 729—730 (1962).

KLOOT, W. VAN DER: Neurosecretion in insects. Ann. Rev. Entomol. **5**, 35—52 (1960).

— Comparative endocrinology of the invertebrates. Ann. Rev. Physiol. **24**, 491—516 (1962).

KOPEC, S.: Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. Biol. Bull. **42**, 323—342 (1922).

LEYDIG, F.: Vom Bau des thierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

LOHER, W.: Contribution to the study of the sexual behaviour of *Schistocerca gregaria* FORSKAL (Orthoptera: Acrididae). Proc. R. ent. Soc. Lond. A **34**, 49—56 (1959).

— The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. Proc. roy. Soc. B **153**, 380—397 (1960).

— Die Kontrolle des Weibchengesanges von *Gomphocerus rufus* L. (Acridinae) durch die Corpora allata. Naturwissenschaften **49**, 406 (1962).

—, u. F. HUBER: Experimentelle Untersuchungen am Sexualverhalten des Weibchens der Heuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Acridinae). J. Insect Physiol. **10**, 13—36 (1964).

LÜSCHER, M., u. A. SPRINGHETTI: Untersuchungen über die Bedeutung der Corpora allata für die Differenzierung der Kasten bei der Termite *Kalotermes flavicollis* F. J. Insect Physiol. **5**, 190—212 (1960).

MÜLLER, JOH.: Über ein eigentümliches, dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei Insekten. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. **14** (1828).

NABERT, A.: Die Corpora allata der Insekten. Z. wiss. Zool. **104**, 181—358 (1913).

NAYAR, K.K.: Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* STAL. (Hemiptera). I. Distribution and structure of the neurosecretory cells of the nerve ring. Biol. Bull. **108**, 296—307 (1955).

— Probable endocrine mechanism controlling oviposition in the insect *Iphita limbata* STAL. II. Int. Symp. Neurosecretion, Lund 1957. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

PAWLOWA, M.: Zum Bau des Eingeweidenervensystems der Insekten. Zool. Anz. **18**, 85—87 (1895).

PEARSE, A.G.: Histochemistry. London: J. & A. Churchill Ltd. 1960.

PFLUGFELDER, O.: Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata der Insekten. Verh. dtsch. zool. Ges. **39**, 121—129 (1937).

PIEPHO, H., E. BÖDEN, u. I. HOLZ: Über die Hormonabhängigkeit des Verhaltens von Schwärmerraupen vor den Häutungen. Z. Tierpsychol. **17**, 261—269 (1960).

QUO, F.: A comparative study on the corpora allata in normal and castrated individuals of the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* MEYEN. Acta ent. sinica **8**, 355—362 (1958).

RAMME, W.: Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südosteuropa und Vorderasien. Mitt. Zool. Mus. Berlin **27**, 1—431 (1951).

RATHMAYER, W.: Methylmethacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experientia (Basel) **18**, 47—48 (1962).

REHM, M.: Zyklische Veränderungen neurosekretorischer Zellen bei *Ephestia*. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **145**, 205—248 (1951).

RENNER, M.: Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* OCSK. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. Z. Tierpsychol. **9**, 122—154 (1952).

RÖLLER, H., H. PIEPHO, u. I. HOLZ: Zum Problem der Hormonabhängigkeit des Paarungsverhaltens bei Insekten. Untersuchungen an *Galleria melonella*. J. Insect Physiol. **9**, 187—194 (1963).

ROTH, L.M., and B. STAY: Oöcyte development in *Diploptera punctata* (ESCHHOLTZ) (Blattaria). J. Insect Physiol. **7**, 186—202 (1961).

— Oöcyte development in *Blatella germanica* and *Blatella vaga*. Ann. ent. Soc. Amer. **55**, 633—642 (1962).

SCHARRER, B.: Corpus allatum and reproduction: *Leucophaea*, Orthoptera. Endocrinology **38**, 46—55 (1946).

—, and M. v. HARNACK: Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophaea maderae*. I. Normal life cycle in male and female adults. Biol. Bull. **115**, 508—520 (1958).

SCHMIALEK, P.: Die Identifizierung zweier im Tenebriokot und in Hefe vorkommender Substanzen mit Juvenilhormonwirkung. Z. Naturforsch. **16** b, 461—464 (1961).

SLAMA, K.: Hormonal control of haemolymph protein concentration in the adults of *Pyrrhocoris apterus* L. (Hemiptera). J. Insect Physiol. **10**, 773—782 (1964).

STRONG, L.: A simple apparatus for use in removing corpora allata from locusts. Bull. ent. Res. **54**, 19—21 (1963).

THOMSEN, E.: Neurosekretorische Zellen und Corpora cardiaca bei der adulten *Calliphora*. J. exp. Biol. **29**, 137—172 (1952).

—, and M. THOMSEN: Darkfield microscopy of living neurosecretory cells. Experientia (Basel) **10**, 206 (1954).

WEED, I.G.: Removal of corpora allata on egg production in the grasshopper, *Melanoplus differentialis*. Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.) **34**, 883—885 (1936).

WEIDNER, H.: Macroptera — Formen zweier gewöhnlich brachypterer Feldheuschrecken. Mitt. dtsch. ent. Ges. **14**, 19 (1955).

WEYER, F.: Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene, *Apis mellifica* L. Zool. Anz. **112**, 137—141 (1935).

WIESMAIER, E.: Beitrag zur vergleichenden Farb- und Zeichnungsanalyse bei Feldheuschrecken unter besonderer Berücksichtigung der postembryonalen Entwicklung von *Euthystira brachyptera*. Unveröff. Diss. der Universität München, 1953.

WIGGLESWORTH, V. B.: The function of the corpus allatum in growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. Quart. J. micr. Sci. **79**, 91—121 (1936).

— Some observations on the juvenile hormone effect of farnesol in *Rhodnius prolixus* STAL. (Hemiptera). J. Insect Physiol. **7**, 73—78 (1961).

— Some effects of farnesol in other insects: preliminary experiments. Appendix zu SCHMIALEK 1961.

WILDE, J. DE, and J. A. DE BOER: Physiology of diapause in the adult colorado beetle. II. Diapause as a case of pseudallatectomy. J. Insect Physiol. **6**, 152—161 (1961).

WILLEY, R. B.: The morphology of the stomodeal nervous system in *Periplaneta americana*. J. Morph. **108**, 219—261 (1961).

HERBERT PAUL MÜLLER
8023 Pullach bei München, Richard-Wagner-Straße 68

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf

Als Sohn des Dr. med. HEINRICH MÜLLER († 1953) und seiner Ehefrau ALOISIA, geborene SAGMEISTER († 1960), wurde ich als jüngstes von vier Kindern am 2. 7. 1937 in München geboren.

Nach vierjähriger Volksschulzeit in Aldersbach/Ndb. und München besuchte ich neun Jahre lang das humanistische Maximilians- und Theresiengymnasium in München. An letzterem machte ich 1956 das Abitur.

Ab Herbst 1956 studierte ich an den Naturwissenschaftlichen Fakultäten der Universitäten München und Zürich (1 Semester) die Fächer Zoologie, Paläontologie, Anthropologie, Botanik und Chemie. Im August 1961 begann ich mit der Anfertigung der Dissertation.

Seit Dezember 1963 bin ich mit ANGELA ZIMMERMANN verheiratet.